Página de presentación

Institución: Universidad Distrital Francisco José de Caldas

Programa Académico: Maestría en manejo, uso y conservación del Bosque

Título del proyecto: Efecto de la intensidad del uso del bosque altoandino en el ensamblaje de orquídeas epífitas

> **Nota:** El nombre del proyecto originalmente aprobado por el consejo curricular tiene el término "comunidad de orquídeas epífitas". Sin embargo, se ha optado por cambiarlo a "ensamblaje de orquídeas epífitas" ya que las orquídeas, al depender físicamente de la estructura de otras plantas (árboles hospederos), hacen parte de una comunidad más grande de la cual no pueden ser separadas, por lo cual en concepto de ensamblaje es el más recomendado para referirse a este grupo (Zotz 2016)

Estudiante: David Esteban Hernández Rodríguez
Código: 20192021005

Directores
Nombre: Laura Victoria Campos
Entidad: Universidad de La Salle
Títulos: Bióloga - Universidad del Tolima, PhD Universidad Nacional de Colombia
Correo: lcampos@unisalle.edu.co
Teléfono: 300 2168560

Codirector
Nombre: René López Camacho
Entidad: Universidad Distrital Francisco José de Caldas
Títulos: Ingeniero Forestal Universidad Distrital Francisco José de Caldas, Candidato PhD Universidad Nacional de Colombia
Correo: rlopezc@udistrital.edu.co
Teléfono: 310 7959031

Bogotá, 11 de noviembre de 2022

Señores
Maestría en Manejo, Uso y Conservación del Bosque
Universidad Distrital Francisco José de Caldas

Cordial Saludo:

Anexo a la presente podrán encontrar el documento de tesis de maestría del/a estudiante David Esteban Hernández Rodríguez, titulado **Efecto de la intensidad del uso del bosque altoandino en el ensamblaje de orquídeas epífitas**, del cual soy director/a y he leído y aprobado con base en lo expuesto en el acuerdo 003 de 2016 del Consejo de Facultad. Por lo tanto, con el fin de dar continuidad a los trámites pertinentes para su aprobación sugerimos como pares evaluadores a:

1. Ana María Benavides: Fundación Jardin Botánico de Medellín · Conservation PhD (email: anamaria.benavides@jbotanico.org)
2. Beatriz Salgado Negret: Profesora asistente Universidad Nacional de Colombia- (email: bsalgadon@unal.edu.co)
3. Claudia Milena Agudelo- Universidad Nacional de Colombia, Sede Medellín (email: cmagudelp@unal.edu.co)
4. Roy Gonzalez -Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (email: rgonzalez@humboldt.org.co)
5. Natalia Norden -Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (email: nnorden@humboldt.org.co)

Cualquier información adicional me pueden contactar al correo electrónico

Sin otro particular, cordialmente

Laura Victoria Campos
Director
Docente Asociado
Universidad de La Salle
Departamento de Ciencias

René López Camacho
Codirector
Docente asociado
Universidad Distrital Francisco José de Caldas.
Facultad de Medio Ambiente y Recursos Naturales

“Al levantar la vista vio una solitaria orquídea casi hundida en el espeso musgo de un tronco medio sumergido en el agua. Se acercó hasta alcanzarla. Los pétalos y sépalos eran de un azul pálido, el labelo algo más oscuro, con manchas rojas en el cartucho. Nunca había visto un tono azul tan perfectamente puro. Al rozarla ligeramente con un dedo, supo que tenía en la mano la legendaria orquídea azul. «Nunca», escribiría después, «podría un médico haberme prescrito un tónico más eficaz… Me sentía feliz, creyendo casi que el destino me había llevado en ese día de tanto abatimiento hasta esa reluciente joya de la selva»”

Descripción del encuentro de Richard Evan Schultes con la mítica orquídea Aganisia (Acacallis) cyanea, mayo 27 de 1942, Río Caraparaná, Amazonas.

Índice de Contenido

Índice de Contenido 4

Índice de tablas 5

Índice de figuras 6

Índice de figuras suplementarias (Anexos) 7

Resumen 8

Introducción 8

Métodos 12

- Área de estudio 12
- Estimación de la abundancia a partir de la biomasa 14
- Muestreo de orquídeas 16
- Análisis de datos 17

Resultados 19

Discusión 23

Bibliografía 29

Anexos (Tablas y figuras suplementarias) 36

Índice de tablas

Tabla 1 Ecuaciones alométricas por forma de crecimiento para la estimación de biomasa. 15
Tabla 2 Definición de los rasgos funcionales seleccionados 17
Tabla 3 Total de árboles hospederos muestreados por sitio y el número de individuos y especies encontradas. 19
Tabla 4 Índices de diversidad del EOE entre bosques con diferente intensidad de uso expresados de acuerdo a los números de Hill 19
Tabla 5 Resultados de la prueba de correlación Spearman entre el CWM de cada rasgo y la altura en cada uno de los sitios. 22

Índice de figuras

Figura 1 Ubicación del área de estudio y fotografías de los bosques con diferentes intensidades de uso 12
Figura 2 Comparación el tamaño del árbol (A) y la variación diaria promedio entre la temperatura y la humedad relativa (B) entre bosques con diferentes intensidades de uso 14
Figura 3 Variables alométricas medidas para la estimación de la biomasa. 14
Figura 4 Formas de crecimiento de las orquídeas encontradas en el área de estudio 15
Figura 5 Índices de diversidad funcional del EOE para los bosques con diferentes intensidades de uso basado en las especies presentes en cada uno y su abundancia relativa estimada a partir de su biomasa 20
Figura 6 Relación entre el aumento en el tamaño estandarizado del árbol hospedero y la biomasa de orquídeas en bosques con diferentes intensidades de uso mediante la prueba de correlación de Pearson (p<0.5) 21
Figura 7 Comparación de la distribución entre formas de crecimiento a lo largo del gradiente vertical en cada tipo de bosque con intensidad de uso.. 22

Índice de figuras suplementarias (Anexos)

Figura S 1 Gráficos de correlación entre las variables alométricas y el peso seco 36
Figura S 2 Ilustración de la calidad de los ejes del Análisis de coordenadas principales para los espacios multidimensionales de acuerdo a la desviación entre las distancias entre rasgos y las distancias en el espacio funcional (A). Resultados del test de correlación entre los ejes previamente seleccionados y los rasgos funcionales (B). 36
Figura S 3 Abundancia relativa de las especies registradas en cada bosque a lo largo del gradiente vertical (A) Bosque Maduro, (B) Bosque Degradado y (C) Bosque Secundario. 37
Figura S 4 Relaciones entre los rasgos funcionales del ensamblaje de orquídeas epífitas acuerdo al Análisis de Componentes Principales basado en seis rasgos funcionales de 29 especies (números) 37

Resumen

Los bosques andinos han sufrido una drástica reducción en sus áreas naturales y buena parte de los bosques remanentes están degradados o son bosques secundarios en procesos de sucesión producto de diferentes intensidades de uso. Aunque los bosques transformados son importantes en el mantenimiento

de la biodiversidad y servicios ecosistémicos, no es claro su papel en la conservación del ensamblaje de orquídeas epífitas (EOE), uno de los grupos que presentan una mayor biodiversidad en estos ecosistemas. Esto debido a que el EOE es muy sensible a la transformación ya que depende enormemente en las condiciones estructurales y micro ambientales que conforman el gradiente vertical de los bosques. El presente trabajo buscó estimar el efecto de la intensidad de uso sobre la diversidad taxonómica y funcional del ensamblaje, así como su estructura y la respuesta de rasgos funcionales en el gradiente vertical. Para esto se estimó la diversidad taxonómica y la estructura del ensamblaje adaptando la metodología de muestreo de la riqueza y abundancia de epífitos vasculares (SVERA) y la diversidad funcional mediante el uso de índices multirasgo y la media ponderada de la comunidad, utilizando rasgos foliares, de tallo y de raíz. El EOE en el bosque degradado mostró una estructura y diversidad funcional similar al bosque maduro, a diferencia del bosque secundario que presentó las mayores diferencias. Esto se debe a que, a pesar de las transformaciones en el bosque degradado, se mantiene una estructura y un gradiente vertical similares entre los bosques, lo cual parece estar relacionado con los árboles grandes remanentes. Por lo tanto, los bosques degradados pueden tener un alto valor para la conservación del EOE y que su manejo debe estar orientado al mantenimiento de los árboles remanentes de gran tamaño.

Summary

High Andean forests have suffered a drastic reduction in their natural areas, and a significant portion of the remaining forests are degraded or undergoing succession processes as a result of different intensities of use. Although transformed forests play an important role in maintaining biodiversity and ecosystem services, their role in the conservation of the assemblage of epiphytic orchids (EOE), one of the groups with the highest biodiversity in these ecosystems, is not clear. This is because this EOE is highly sensitive to transformation since it depends greatly on the structural and micro-environmental conditions that make up the vertical gradient of the forests. This study aimed to estimate the effect of forest-use intensity on the taxonomic and functional diversity of the assemblage, as well as on its structure and the response of functional traits along the vertical gradient. For this purpose, taxonomic diversity and assemblage structure were estimated by adapting the sampling methodology for richness and abundance of vascular epiphytes (SVERA), and functional diversity was assessed using multivariate indices and the weighted mean of the community, considering leaf, stem, and root traits. The EOE in the degraded forest showed a structure and functional diversity similar to that of the mature forest, unlike the secondary forest, which exhibited the greatest differences. This is because, despite the transformations in the degraded forest, a similar structure and vertical gradient are maintained among the forests, which seems to be related to the presence of large remaining trees. Therefore, degraded forests can have a high value for the conservation of EOE, and their management should be focused on the preservation of the remaining large trees

Introducción

Los bosques andinos han sufrido una acelerada pérdida de áreas naturales debido a la expansión de la frontera agrícola y ganadera, por lo que se estima que a comienzos de este siglo queda menos del 30% de bosques andinos originarios en Colombia (Cavelier *et al.* 2001, Etter *et al.* 2008, Armenteras 2014). Esto es especialmente preocupante dado que los bosques andinos son uno de los ecosistemas más biodiversos y con mayor número de endemismos de plantas vasculares (Gentry 1995, 2001, Barthlott 1996, Kreft & Jetz 2007), por lo cual se consideran especialmente importantes para la conservación de la biodiversidad a nivel global (Mittermeier *et al.* 2004, 2011).

Una buena parte de los bosques andinos remanentes están degradados o se encuentran en procesos de sucesión (bosques secundarios) debido al abandono de actividades económicas en favor de la conservación privada o en áreas protegidas (Armenteras *et al.* 2003, Rubiano *et al.* 2017). La degradación de los bosques andinos se debe a la extracción selectiva de especies maderables y la alteración del sotobosque por el tránsito y pisoteo de ganado, mientras que los bosques secundarios son producto de la conversión de bosques originarios en potreros, que posteriormente han entrado en un proceso de sucesión natural (Guariguata & Ostertag 2001, Mamo *et al.* 2015, Newbold *et al.* 2015, Gómez-Díaz *et al.* 2017). Aunque los bosques degradados y secundarios se consideran importantes por capacidad de mantener elementos importantes de la estructura y biodiversidad de los ecosistemas originales (Guariguata & Ostertag 2001, Norden *et al.* 2009, Chazdon *et al.* 2009), grupos como las epífitas vasculares han mostrado ser especialmente sensibles a la los cambios generados por la transformación del bosque (Krömer & Gradstein 2003, Larrea & Werner 2010, Besi *et al.* 2019).

Los epífitos vasculares son unos de los grupos biológicos más diversos de los bosques andinos, donde representan entre el 10-35% de toda la riqueza de especies y casi la mitad de los individuos (Gentry & Dodson 1987, Nieder *et al.* 2001, Nadkarni *et al.* 2013). Adicionalmente, son reconocidas por su contribución e importancia en diversidad de funciones dentro del ecosistemas como la acumulación de biomasa, la regulación hídrica, el ciclaje de nutrientes y una amplia variedad de relaciones ecológicas (Coxson & Nadkarni 1995, Köhler *et al.* 2007, Cardelus & Mack 2010, Benavides *et al.* 2017). Entre las epífitas vasculares, uno de los grupos más importantes son el ensamblaje de orquídeas epífitas (EOE), ya que representan entre el 50 y el 70% de toda la riqueza de especies de epífitos vasculares en el neotrópico (Nieder *et al.* 2001, Cribb *et al.* 2003, Krömer *et al.* 2005, Stipková *et al.* 2016).

El enorme éxito de las orquídeas epífitas en estos ecosistemas está relacionado con la colonización del hábito epífito (Rudolph *et al.* 1998, Gravendeel *et al.* 2004, Zotz 2013, 2016, Stipková *et al.* 2016). La alta diversidad del ensamblaje está relacionada con la ocupación de una amplia variedad de nichos producto de la gran diferenciación de micrositios a lo largo de un gradiente vertical, el cual está determinado por la complejidad estructural de los árboles hospederos y el gradiente ambiental definido por el acceso a la luz y una mayor exposición en la parte superior (Callaway *et al.* 2002, Krömer *et al.* 2007b, Woods *et al.* 2015, Petter *et al.* 2016). Adicionalmente, la abundancia y riqueza en epífitos vasculares está relacionado a una mayor área y heterogeneidad de hábitats para que su establecimiento, resultando en una mayor diversidad en bosques estructuralmente más complejos (Arévalo & Betancur 2006, Henao-Díaz *et al.* 2012, Ding *et al.* 2016).

Sin embargo, la fuerte relación del EOE a las condiciones micro climáticas y estructurales de los bosques los hace altamente vulnerables a la degradación y alteración del bosque (Barthlott *et al.* 2001, Krömer *et al.* 2007a, Werner & Gradstein 2008, Susan-Tepetlan *et al.* 2015, Petter *et al.* 2016, Schellenberger *et al.* 2018). El efecto del disturbio sobre el EOE está ligada a los cambios en la complejidad estructural de los árboles hospederos y a la diferenciación de micrositios por la homogenización de las condiciones ambientales (Barthlott *et al.* 2001, Callaway *et al.* 2002, Woods *et al.* 2015). Diversos estudios muestran que la diversidad de especies puede verse afectada de manera negativa, disminuyendo entre 30% y un 70% en bosques degradados o secundarios (Krömer *et al.* 2007a, Werner & Gradstein 2008, Kóster *et al.* 2009). No obstante, algunos estudios han demostrado que en determinados casos la riqueza del ensamblaje de epífitos vasculares no disminuye con la degradación del bosque (Guzmán-Jacob *et al.* 2019, Flores-Argüelles *et al.* 2022) y por ende que la riqueza puede no ser suficientemente sensible para mostrar cambios en estos escenarios (Larrea & Werner 2010).

En este contexto, el estudio de los cambios y variación en los rasgos funcionales de las comunidades vegetales se ha convertido en una herramienta novedosa para entender la respuesta ambiental y la función de las plantas en los ecosistemas (Cardinale *et al.* 2011, Mason & Bello 2013, E. Kuebbing *et al.* 2017), especialmente en escenarios de transformación y degradación (Mouillot *et al.* 2013, Susan-Tepetlan *et al.* 2015, Rocha-Santos *et al.* 2019). Dado que los rasgos funcionales proveen un vínculo entre el desempeño de las plantas y su respuesta a factores ambientales, su aplicación en el estudio del ensamblaje de epífitos vasculares en gradientes ambientales ha aumentado recientemente (Petter *et al.* 2016, Schellenberger *et al.* 2018, Agudelo *et al.* 2019). Estos estudios han encontrado que los cambios en los rasgos funcionales de las epífitas vasculares están relacionados con la adaptación y respuesta a cambios ambientales a lo largo del gradiente vertical del bosque y en gradientes de disturbio (Susan-Tepetlan *et al.* 2015, Petter *et al.* 2016, Schellenberger *et al.* 2018, Agudelo *et al.* 2019, Hietz *et al.* 2022).

En los epífitos vasculares, son principalmente las hojas quienes se ven directamente constreñidas por las condiciones ambientales y por lo tanto son las que mejor reflejan las respuestas adaptativas de las especies (Wright et al. 2004, Schellenberger et al. 2018, Agudelo et al. 2019). Por esto, la gran mayoría de estudios realizados se han limitado al estudio de rasgos foliares a lo largo de gradientes de disturbio y ambientales (Susan-Tepetlan *et al.* 2015, Petter *et al.* 2016, Schellenberger *et al.* 2018, Hietz *et al.* 2022). Sin embargo, hay evidencia que, a determinadas escalas, la plasticidad intraespecífica y la importancia que pueden tener otros rasgos no foliares, pueden incidir en la respuesta de estos rasgos al ambiente (Anderegg *et al.* 2018, Hietz *et al.* 2022). Aunque en las orquídeas la respuesta a las condiciones ambientales esta mediada principalmente por las hojas, su amplia variedad de estrategias morfológicas para captar y almacenar agua y nutrientes (Zhang *et al.* 2018) incluye estructuras especializadas de tallos y raíces por lo que pueden estar involucradas en las estrategias de respuesta del ensamblaje (Zotz & Winkler 2013, Yang *et al.* 2016, He 2018, Zhang *et al.* 2018)

Dado que buena parte de los bosques andinos se encuentran degradados o en proceso de regeneración, comprender el impacto que la transformación los bosques andinos tiene sobre el EOE es fundamental para evaluar la capacidad de los bosques de mantener la biodiversidad e identificar áreas importantes para la conservación del ensamblaje (Rosenfeld 2002, Heilmeier 2019) y entender su vulnerabilidad frente a escenarios de perturbación (Gravendeel *et al.* 2004). De los estudios disponibles, muy pocos abordan

escenarios de transformación y degradación de los bosques y no profundizan en la respuesta del EOE en su estructura y diversidad funcional, ya que se centran en la totalidad del ensamblaje de epífitos vasculares (Susan-Tepetlan *et al.* 2015, Petter *et al.* 2016, Schellenberger *et al.* 2018, Agudelo *et al.* 2019). El presente trabajo tiene como objetivos 1) estimar el impacto de la intensidad de uso del bosque en la diversidad taxonómica y funcional del EOE y 2) la respuesta de la estructura y los rasgos funcionales en el gradiente vertical. Nuestra hipótesis es que los bosques degradados pueden mantener la diversidad taxonómica y funcional del EOE similar al del bosque maduro, a diferencia del bosque secundario donde se espera una perdida en ambos componentes. Esto debido a que en bosque degradado hay árboles remanentes que son lo suficientemente grandes para brindar una estructura y un gradiente vertical ambiental similar al de los bosques maduros, lo cual se puede evidenciar en la estructura y la respuesta de los rasgos funcionales del EOE en el gradiente vertical.

Métodos

Área de estudio

Este estudio se llevó a cabo en la reserva de la sociedad civil La Laja, ubicado en el municipio de Fómeque en la cordillera Oriental de los Andes colombianos, sobre su flanco oriental, colindando con el Parque Nacional Natural Chingaza (4°33’41’’N - 73°49’43’’ W). La reserva cuenta con bosques alto andinos relativamente extensos entre los 2800 y 3200 m, en diferentes estados sucesionales así como de conservación, ya que toda la zona sufrió diferentes tipos de intervención antrópica durante muchos años antes de que se convirtieran a la conservación y turismo ecológico (Vargas & Pedraza 2004). Esta zona posee una alta pluviosidad de alrededor de 3500 mm anuales en con comportamiento climático monomodal-biestacional (Vargas & Pedraza 2004).

En la reserva se ubicaron tres bosques cercanos (menos de 500m entre sí) y colindantes con diferentes intensidades de uso entre los 3120 y 3160 metros sobre el nivel del mar, teniendo en cuenta el conocimiento sobre la historia de uso del sitio por parte de los propietarios y sabedores locales (Figura 1). La intensidad de uso se definió de acuerdo a lo propuesto por Gómez-Díaz *et al.* (2017) y Guzmán-Jacob *et al.* (2019): 1) *bosques maduros* con la mínima intervención humana (tala o ganadería); 2) *bosques degradados*, aquellos con claros signos de explotación de madera, que puede presentar ganadería o remoción del soto-bosque, pero que nunca han sido talados por completo; y 3) *bosque secundario*, definido como bosques jóvenes en un estado de sucesión intermedio con entre 15 y 20 años.

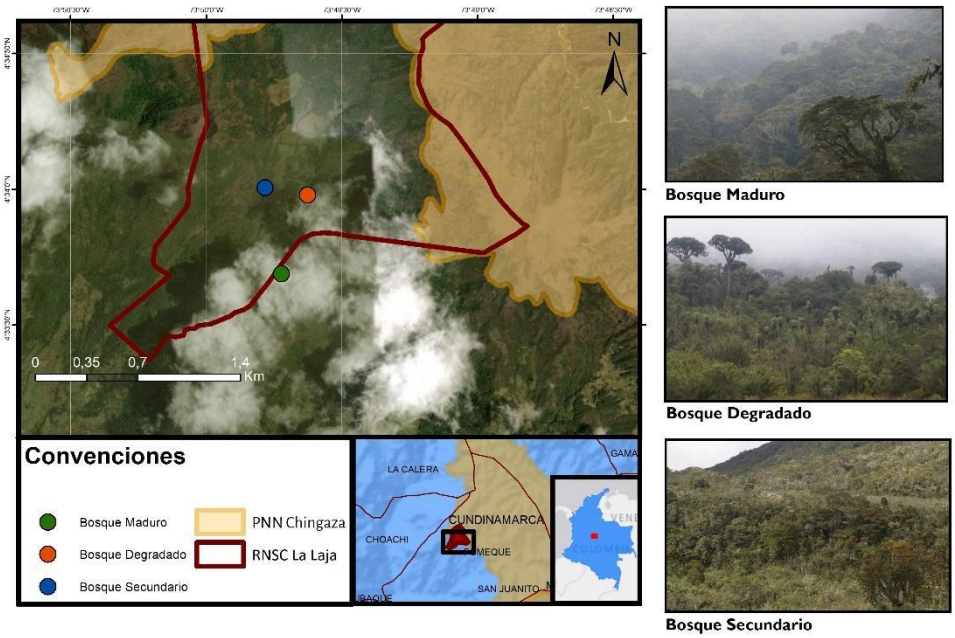

Figura 1 Ubicación del área de estudio y fotografías de los bosques con diferentes intensidades de uso

En cada uno de los bosques se caracterizaron variables estructurales y microclimáticas del gradiente vertical. Para la estructura, se ubicó aleatoriamente en cada bosque una parcela de 30 x 30 m, donde se tuvieron en cuenta todos los árboles con un diámetro a la altura del pecho (DAP) mayor a 5 cm (Wolf *et al.* 2009). Cada árbol se determinó taxonómicamente y se midieron tres atributos: altura, DPA y número de ramificaciones con un diámetro mayor a 10 cm, con el fin de estimar un único valor denominado *tamaño del árbol*[*], una variable que estima la superficie disponible por sitio para el establecimiento de los epífitos (Wolf et al., 2009). Los diámetros se midieron con una cinta diamétrica forestal de 10 m marca *Forestry suppliers* mientras que la altura se midió con un hipsómetro laser marca *Nikon Forestry Pro II*.

$$*Tamaño\ del\ árbol\ = estandarización(DAP\ \times Altura\ ) + estandarización\ (N°\ ramas)$$

En cada uno de los sitios se midieron las variables micro climáticas de temperatura y humedad relativa, mediante el uso de Dataloggers (Thermosense HDT-160/161/162). Para esto se instalaron en el dosel y el sotobosque de cada sitio un datalogger durante seis meses (abril-agosto) con el propósito de detectar el gradiente vertical ambiental dentro de cada bosque. Con esta información se calcularon los valores promedio de temperatura y humedad, la variación diaria promedio en el dosel y el sotobosque en cada uno de los sitios. Tanto para la variable del tamaño del árbol como para la temperatura y la humedad relativa se verificó la normalidad y homogeneidad (prueba Shapiro y Lavene). De acuerdo a los resultados, el tamaño del árbol entre bosques se comparó mediante una ANOVA de una vía mientras que las variables ambientales mediante una prueba Kruskall-Wallis. Posteriormente, dado que se encontraron diferencias significativas ($p<0.05$) se llevó a cabo una prueba Tukey's HSD (tamaño el árbol) y Dunn (variables climáticas) *post hoc* para determinar diferencias específicas entre grupos. Esto se llevó a cabo en el software RStudio versión 2022.07.1 (RStudio-Team 2015) con el paquete FSA (Ogle & Doll 2022).

Esta caracterización permitió corroborar diferencias entre los sitios seleccionados y las definiciones establecidas para la intensidad de uso y el gradiente vertical. En los bosques con mayor intensidad del uso se presentó una disminución significativa promedio el tamaño de los árboles (Figura 2, A) y un aumento en la temperatura promedio y reducción de la humedad relativa (Figura 2, B). Adicionalmente, se evidencia la existencia de un gradiente vertical ambiental en los tres bosques, ya que la variación diaria promedio de la temperatura y la humedad resulta ser significativamente mayor en el dosel que en el sotobosque (Figura 2, B).

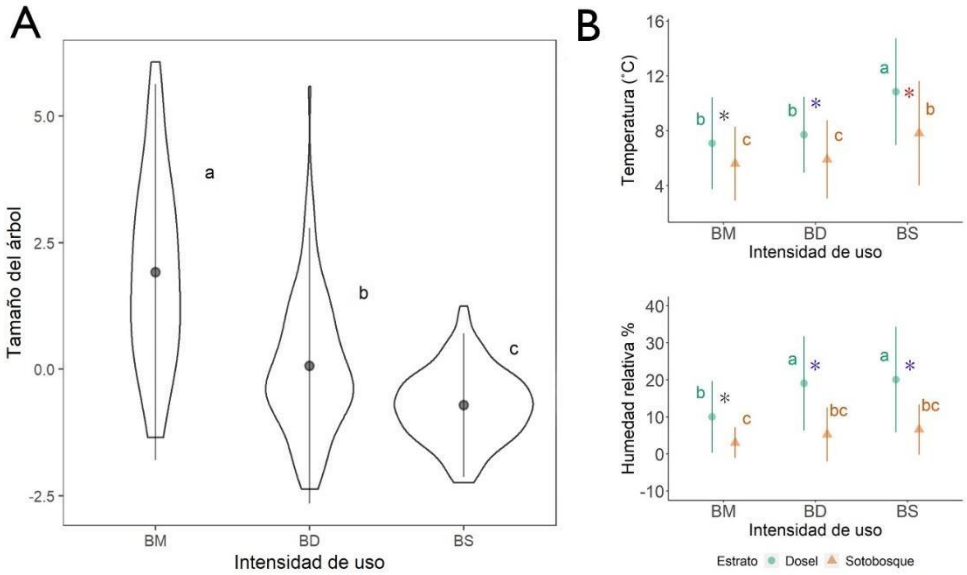

Figura 2 Comparación el tamaño del árbol (A) y la variación diaria promedio entre la temperatura y la humedad relativa (B) entre bosques con diferentes intensidades de uso (BM = Bosque Maduro, BD = Bosque Degradado, BS = Bosque Secundario). Las letras diferentes indican diferencias significativas (p<0.05). Los asteriscos con diferente color agrupan los bosques de acuerdo a las diferencias significativas (p<0.05) entre los valores promedio de temperatura y humedad.

Estimación de la abundancia a partir de la biomasa

La mayoría de índices utilizados para medir la diversidad funcional evalúan el rol de las especies en la comunidad por la combinación de sus rasgos funcionales ponderados por su abundancia respecto al ensamblaje (Villeger *et al.* 2008, Mouillot *et al.* 2013). Dado que la respuesta de las comunidades y su impacto sobre los procesos ecosistémicos está dada por la contribución en los rasgos por las especies más dominantes en términos de biomasa (Díaz *et al.* 2007), en el presente estudio la abundancia para el cálculo de los índices de diversidad funcional se realizó a partir de la biomasa del EOE.

Aunque hay muy pocos trabajos alrededor de la estimación de la biomasa de epífitos vasculares a partir de ecuaciones alométricas, se tuvieron en cuenta los lineamientos y procedimientos presentados por Benavides *et al.* (2017). Para la estimación de la biomasa, se colectaron 107 individuos de 20 especies diferentes, a los cuales se les midieron cuatro variables alométricas para evaluar cuales se relacionaban mejor con la biomasa: 1) longitud del tallo más largo del individuo, 2) longitud de la hoja adulta, 3) diámetro del tallo más largo y 4) número de tallos. (Figura 3).

Figura 3 Variables alométricas medidas para la estimación de la biomasa.

Debido a la gran variabilidad morfológica encontrada en las orquídeas, se encontró que las variables alométricas medidas variaban su correlación de acuerdo a la forma de crecimiento (Figura S 1). Por esta razón, se decidió construir una ecuación alométrica por cada una de las tres formas de crecimiento encontradas en el área de estudio, las cuales se definieron de acuerdo a Dressler (1981), Meisel *et al.* (2014), Karremans (2016) (Figura 4):

Caulescentes: los nudos y los entrenudos no presentan ningún tipo de alteración, por lo que se presentan tallos con numerosas hojas, con un meristemo apical activo y meristemos laterales con la posibilidad de producir nuevos tallos.

seudobulbos: tipo de crecimiento en donde los tallos se engrosan para formar una estructura que sirve de almacenamiento. En este caso se presentan una o dos hojas apicales y hojas laterales cuyo número varía según la especie. La producción de más tallos sólo ocurre a partir del rizoma primario.

Ramicaules: tipo de crecimiento en el cual los tallos que surgen del rizoma primario portan una única hoja en el ápice. La producción de más tallos ocurre únicamente a partir del rizoma primario.

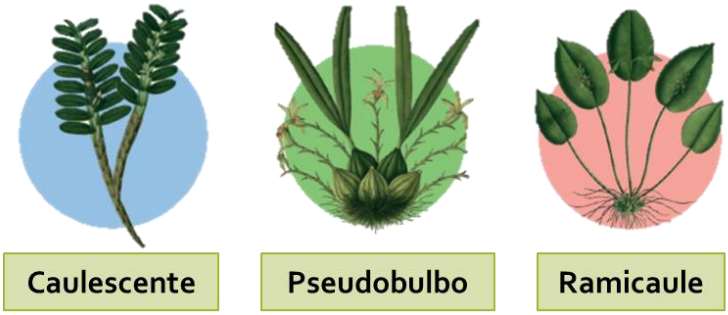

Figura 4 Formas de crecimiento de las orquídeas encontradas en el área de estudio. Adaptado de (Monsalve-Correa 2016)

A partir de las variables alométricas que mejor correlación tenían con el peso seco se construyeron modelos lineales simples y se determinó el mejor modelo para cada forma de crecimiento de acuerdo a los valores de AIC y BIC (Tabla 1). Se definieron dos nuevas variables para las formas de crecimiento ramicaule (*Tamaño R) y seudobulbo (*Volumen P), que ayudaron a mejorar los modelos considerablemente.

$$* \, Tamaño \; R = (Longitud \; hoja \; \times N° \; tallos \;)$$

$$* \, Volumen \; P \; = \left(\pi \frac{3}{4} \times Diametro \; tallo^2 \times Longitud \; Tallo\right)$$

*Tabla 1 Ecuaciones alométricas por forma de crecimiento para la estimación de biomasa. Para los Ramicaules y Pseudobulbos se utilizó regresión lineal y para Caulescentes regresión lineal generalizada. * indica p < .05. ** indica p < .01. pR^2 representa el pseudo r cuadrado calculado para el modelo lineal generalizado*

Ramicaule				***seudobulbo***				***Caulescente***			
Predictor	*b*	*Sd b*	Fit	Predictor	*b*	*Sd b*	Fit	Predictor	*b*	*Sd b*	Fit
(Intercepto)	-3.10*	1.16		(Intercepto)	-9.19**	1.10		Longitud de la hoja	0.03**	0	
Log(Tamaño R)	0.48*	0.18		Log(Volumen P)	0.80**	0.09		N° de tallos	0.85**	0.01	
Log(Diámetro del Tallo)	1.28**	0.24		N° tallos	0.26*	0.09		Longitud de la hoja : N° de tallos)	0.01**	0	
			R^2 = .582**				R^2 = .788**				pR^2 = 0.79**
			95% CI[0.33,0.70]				95% CI[0.58,0.86]				95% CI[0.87, 0.68]

Muestreo de orquídeas

El muestreo de orquídeas epífitas se realizó siguiendo el protocolo "Muestreo de la riqueza y abundancia de epífitas vasculares (SVERA)" propuesta por Wolf *et al.* (2009). En cada uno de los bosques con diferentes intensidades el muestreo se inició con la selección aleatoria de un árbol hospedero, el cual se muestreó y se continuó con el árbol hospedero vecino más cercano. Por cada sitio se muestrearon orquídeas entre 27 y 31 árboles hospederos distribuidos en cinco cohortes diamétricas con el fin de abarcar todos los tamaños de árboles posibles grandes (según su diámetro a la altura del pecho - DAP): 5-10 cm, 10-15 cm, 15-20 cm, 20-25 cm, 25-30 cm y >30 cm. Del total de árboles hospederos muestreados, al menos 10 correspondieron a tamaños superiores a 25 cm de DAP de acuerdo a lo recomendado por Wolf *et al.* (2009) para abarcar mejor la abundancia y diversidad. A cada árbol muestreado se le midió su altura, DAP y el número de ramificaciones con un diámetro mayor a 5 cm para la estimación del *tamaño del árbol*.

En cada árbol hospedero, se muestrearon todas las orquídeas epífitas desde la base hasta la copa. Para acceder a la copa de los árboles se usó el método de ascenso a dosel con cuerda simple (Perry 1978). El muestreo consistió en determinación taxonómica de cada individuo, la estimación de su altura sobre el suelo y la medición de las variables consideradas para el cálculo de la biomasa de acuerdo a su forma de crecimiento. Para la determinación taxonómica se utilizó el material bibliográfico disponibles del grupo para la zona de estudio (Betancur *et al.* 2018) y se colectaron especímenes de la mayoría de las especies, los cuales fueron procesados y depositados en el Herbario Forestal Colombiano (UDBC).

La medición de la altura sobre el suelo de cada individuo se realizó con una cuerda de 20 m marcada cada 5 cm, la cual tenía atada el escalador. En los casos donde el individuo se encontró en ramas donde el

escalador no pudo acceder, se usó el hipsómetro laser para estimar la altura. La altura sobre el suelo es un mejor predictor para variables ambientales del gradiente vertical (Petter *et al.* 2016, Agudelo *et al.* 2019). Previamente, los estudios sobre la distribución vertical del ensamblaje de epífitos vasculares han usado la zonación preestablecida del árbol hospedero propuesta inicialmente por Johansson (1974) (Gradstein *et al.* 2003, Wolf *et al.* 2009). Sin embargo, se ha argumentado que la zonación preestablecida puede conllevar a resultados engañosos en estudios de biodiversidad de epífitos, ya que aspectos importantes de la distribución espacial pueden perderse y la determinación de abundancias de especies de abundancias relativas puede conllevar fuertes sesgos cuando los análisis dependen completamente en epífitos encontrados en árboles grandes (Zotz 2007).

Se definieron siete rasgos funcionales, uno cualitativo y seis cuantitativos (Tabla 2). El primer rasgo correspondió a la forma de crecimiento, las cuales se definieron de acuerdo a (Dressler 1981, Meisel *et al.* 2014, Karremans 2016). Se seleccionaron cuatro rasgos foliares, los cuales corresponden a rasgos que responden en gradientes ambientales y están asociadas a estrategias ecológicas presentes en las plantas vasculares (Wright *et al.* 2004, Díaz *et al.* 2016, Hietz *et al.* 2022). Como las orquídeas presentan estructuras de tallos y raíces importantes para adaptarse al déficit hídrico presente en el hábito epífito (Zotz & Winkler 2013, Yang *et al.* 2016), se incluyó un rasgo para tallo y uno para raíz. La medición de los rasgos funcionales se realizó de acuerdo a los protocolos establecidos para ello, teniendo en cuenta la toma de cinco réplicas por rasgo provenientes de no menos de tres individuos por especie y que las hojas, tallos y raíces seleccionadas estuvieron bien desarrolladas, sin patógenos o alteraciones evidentes. (Cornelissen *et al.* 2003, Perez-Harguindeguy *et al.* 2016). Por cada especie se estimó el valor promedio para cada rasgo funcional.

Tabla 2 Definición de los rasgos funcionales seleccionados

Rasgo funcional	
Nombre	***Definición***
Forma de crecimiento	➢ Caulescentes ➢ seudobulbos ➢ Ramicaules
Área Foliar (AF)	➢ Corresponde al área total de la hoja fresca (mm^2)
Área Foliar Específica (SLA)	➢ Corresponde al área de una hoja fresca dividida por su peso seco (mm^2 mg^{-1})
Contenido de materia seca de la hoja (LDMC)	➢ Corresponde a la masa de seca dividida por su masa fresca (mg g^{-1})
Grosor foliar (L_{th})	➢ Medición del grosor de la lámina foliar (mm)
Contenido de materia seca del tallo (SDMC)	➢ Corresponde a la masa de una porción seca del tallo dividido por su masa fresca (mg g^{-1})
Longitud específica de la raíz (SRL)	➢ Corresponde a la relación entre la longitud de la raíz y el peso seco del mismo (mm mg^{-1}).

El área foliar se calculó a partir de fotografías digitales y el uso del software ImageJ (Rueden *et al.* 2017). Para la medición del grosor foliar se utilizó un micrómetro manual (Mitutoyo, precisión 0.0001mm). Para calcular el peso fresco y el peso seco se utilizó una balanza analítica (Boeco, precisión 0.0001g). El secado

de todo el material se llevó a cabo en el Laboratorio de Ecología y Cambio Climático de la Facultad de Estudios Ambientales y Rurales de la Pontificia Universidad Javeriana, en un horno a una temperatura estable de 60°C por al menos 5 días, hasta que no se presentara variación en el peso seco de las muestras (Cornelissen *et al.* 2003).

Análisis de datos

La estimación de la diversidad se llevó a cabo mediante la construcción de curvas de rarefracción representada por los números de diversidad de Hill mediante el paquete en R llamado "iNext" (Hsieh *et al.* 2016). Esta aproximación permite construir intervalos de confianza que facilitan encontrar diferencias entre los índices, además que por la misma propiedad que tienen los números de Hill, facilita la comparación directa de los índices entre sitios de muestreo (Chao *et al.* 2014).

Para el cálculo de los índices de diversidad funcional se utilizaron tres índices multi-rasgo (Pla *et al.* 2012) los cuales calculan el espectro multidimensional de todos los rasgos funcionales y el espacio que ocupan ponderados por la abundancia (biomasa). Estos índices correspondieron con riqueza funcional, (FRic), equitatividad funcional (FEve) y divergencia funcional (FDiv) propuestos por Villeger *et al.* (2008). Estos índices se seleccionaron porque permiten abarcar los diferentes componentes que conforman la diversidad funcional (Mason *et al.* 2005, Villeger *et al.* 2008). El cálculo de los índices se realizó utilizando los 6 rasgos funcionales cuantitativos (Tabla 2) ponderados por su abundancia estimada en la biomasa, mientras que la selección de los componentes que mejor reflejan el espacio funcional y la construcción de las gráficas representando el espacio funcional se llevó a cabo utilizando el paquete mFD (Magneville *et al.* 2021). Se llevó a cabo un análisis de coordenadas principales, a partir del cual se seleccionaron dos ejes para la construcción del espacio funcional teniendo en cuenta los valores más bajos de la desviación absoluta promedio de los rasgos funcionales con respecto a los ejes (Figura S 2, A) (Magneville *et al.* 2021).

Se comparó la relación entre el tamaño de los árboles y la cantidad de biomasa del EOE que mantenían mediante la prueba de correlación de Pearson, considerando una correlación significativa un $p<0.05$. La estructura y distribución vertical del EOE se estimó mediante el cálculo de la **altura relativa*, la cual se define como la relación entre la altura estimada del individuo sobre la altura del árbol hospedero más alto muestreado en cada sitio (Agudelo *et al.* 2019). Esto permite una estandarización de la altura sobre el gradiente vertical (valores entre 0 y 1) y una comparación entre los diferentes sitios. La comparación entre la altura promedio del EOE se llevó a cabo mediante una ANOVA de una vía, mientras que las diferencias en la altura promedio de las diferentes formas de crecimiento en los tres sitios se llevó a cabo mediante una ANOVA de dos vías. Posteriormente, dado que se encontraron diferencias significativas ($p<0.05$) se llevó a cabo una prueba Tukey's HSD.

$$*Altura\ relativa\ = Altura\ individuo \div Altura\ del\ forófito\ más\ alto$$

Para poder estimar la correlación entre los rasgos funcionales y la altura relativa se particionó el gradiente vertical en diez partes en cada uno de los bosques, y a cada partición se calculó la media ponderada de la comunidad (CWM). De esta manera se obtuvieron en cada bosque 10 valores de CWM para cada rasgo funcional asociado a un rango en el gradiente vertical. Posteriormente, para cada sitio se realizó un test de correlación de Spearman entre los valores del CWM de cada uno de los rasgos y el su orden de en el

gradiente vertical, considerando una correlación significativa valores de $p<0.05$. El cálculo del CWM se realizó en el paquete FD, estimando la abundancia a partir de la biomasa estimada para las especies del EOE (Laliberté & Legendre 2010).

Resultados

El muestreo de orquídeas se llevó a cabo en 89 árboles hospederos entre los tres sitios. Se muestreó un total de 3296 individuos de orquídeas distribuidos en 29 especies diferentes (Tabla 3).

Tabla 3 Total de árboles hospederos muestreados por sitio y el número de individuos y especies encontradas.

Sitios	***Árboles hospederos muestreados***	***Individuos***	***sp***
Bosque Maduro	31	1076	26
Bosque Degradado	27	1775	26
Bosque Secundario	31	445	20
Total:	***89***	***3296***	***29***

Aunque la riqueza observada fue menor en el bosque secundario, la riqueza estimada (q0) no difirió entre los bosques con diferentes intensidades de uso, (Tabla 4). En contraste los índices q1 y q2 mostraron una clara disminución en los valores estimados conforme la intensidad del bosque es mayor, siendo el bosque secundario el sitio con la menor diversidad en general.

Tabla 4 Índices de diversidad del EOE entre bosques con diferente intensidad de uso expresados de acuerdo a los números de Hill (q0= riqueza, q1= índice exponencial de Shannon y q2= índice inverso de Simpson.

Sitio	***q0***			***q1***			***q2***		
	Observada	***Estimado***	***Intervalo***	***Observada***	***Estimado***	***Intervalo***	***Observada***	***Estimado***	***Intervalo***
BM	26	26.5	26.03-34.43	17.74	17.96	17.74-18.71	15.07	15.27	15.07-16.28
BD	26	26	26.00-27.43	15.32	15.43	15.32-16.06	11.48	11.55	11.48-12.26
BS	20	25.99	20.93-58.43	11.6	11.95	11.60-12.95	8.96	9.13	8.96-10.16

Los bosques con mayor intensidad de uso mostraron menores valores de riqueza funcional (FRic) comparados con el bosque maduro (Figura 5, A). La pérdida en el espacio ocupado estuvo principalmente en el componente PC4, el cual está significativamente relacionado con los rasgos de raíz y tallo (Figura S 1, B). Por su parte, en el bosque secundario la equitatividad funcional (FEve) y la divergencia funcional (FDiv) presentó los valores más bajos (Figura 5, B y C). En el bosque degradado, los valores de equitatividad y divergencia aumentaron ligeramente comparados con el bosque maduro. En este sentido, el bosque secundario mostró los menores valores de diversidad funcional.

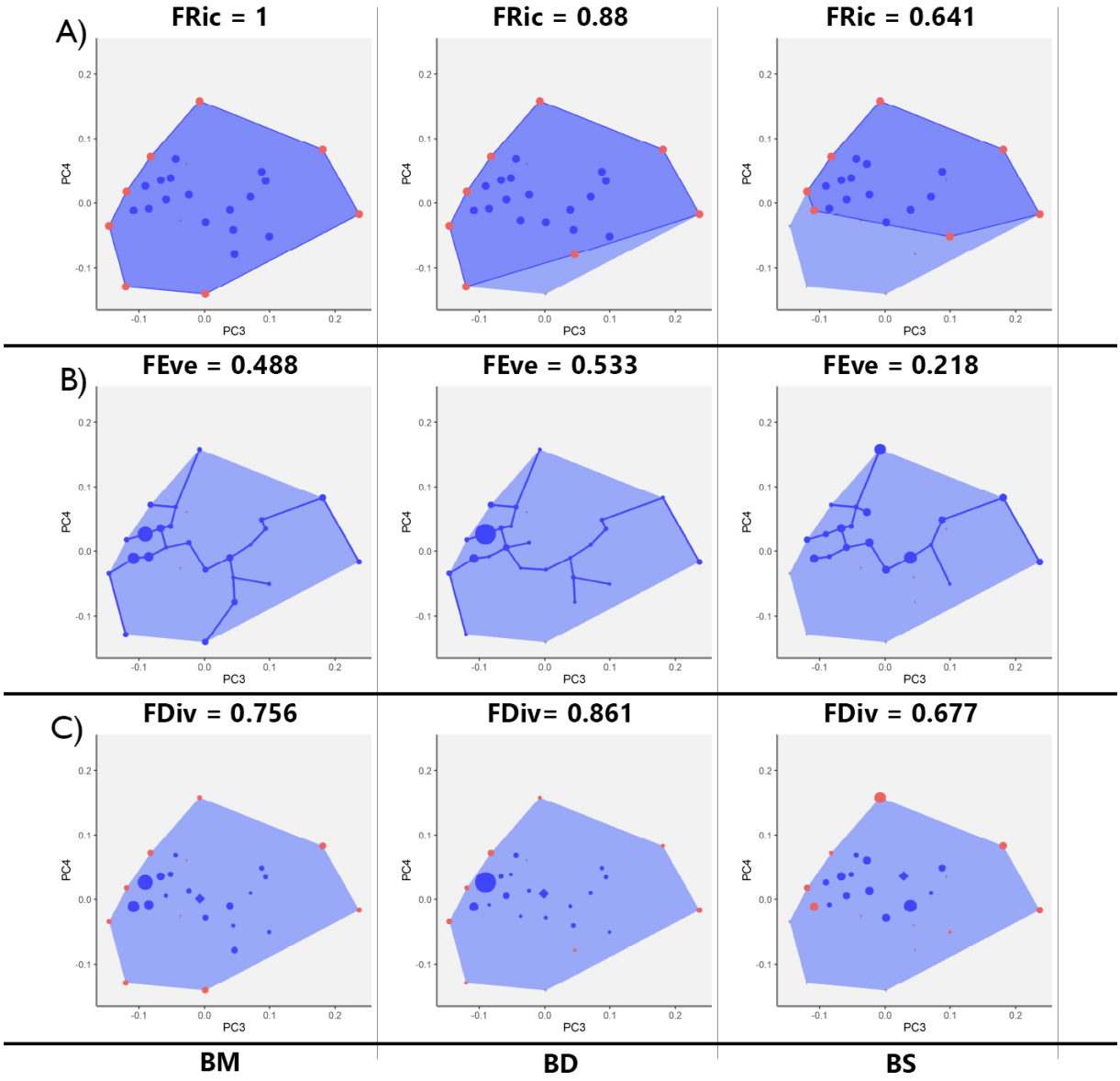

Figura 5 Índices de diversidad funcional del EOE para los bosques con diferentes intensidades de uso basado en las especies presentes en cada uno y su abundancia relativa estimada a partir de su biomasa. Cada uno de los ejes que enmarcan el espacio funcional están correlacionados con algunos rasgos funcionales: PC3 (SLA, LDMC y Lth) y PC4 (TDMC y SRL). Los gráficos muestran: A) FRic = riqueza funcional, B) FEve = equitatividad funcional, C) FDiv = divergencia funcional y D). Los puntos azules indican cada especie por su conjunto de rasgos funcionales dentro del espacio funcional (polígono azul) y los puntos rojos las especies que están en el perímetro de ese espacio funcional. El tamaño de los puntos indica la abundancia relativa de las especies y por ende la ponderación de sus respectivos rasgos funcionales.

El tamaño de los árboles estuvo positivamente correlacionado con la acumulación de biomasa del EOE, tanto en el bosque maduro como en el bosque degradado (Figura 6). En el bosque, la acumulación de la biomasa fue mucho mayor que en el bosque maduro. Por otro lado, en el bosque secundario, no se encontró relación entre la biomasa del EOE y el tamaño del árbol.

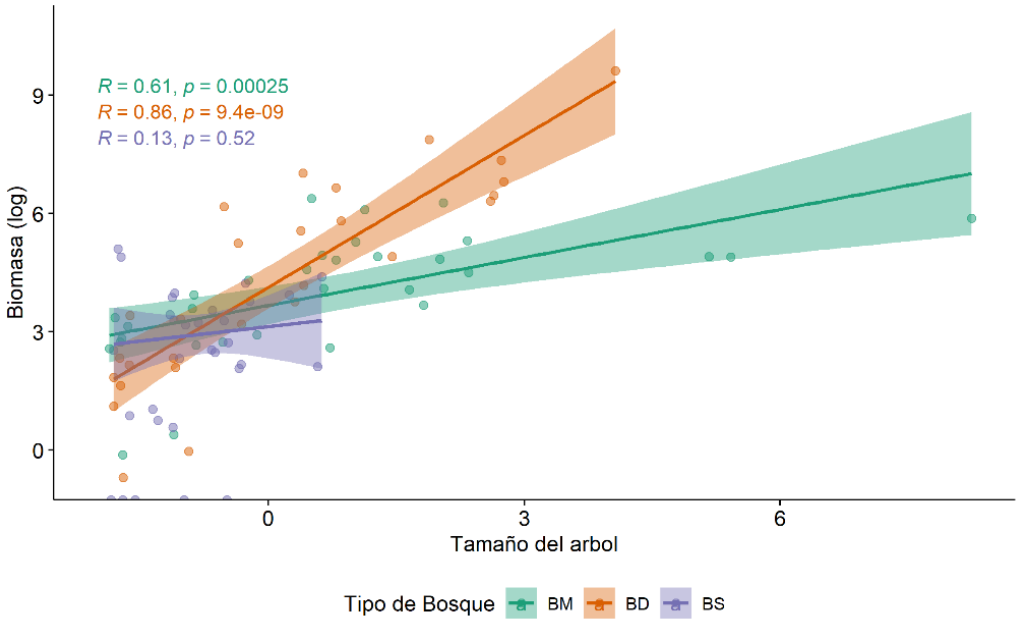

Figura 6 Relación entre el aumento en el tamaño estandarizado del árbol hospedero y la biomasa de orquídeas en bosques con diferentes intensidades de uso mediante la prueba de correlación de Pearson (p<0.5). (BM = Bosque Maduro, BD = Bosque Degradado, BS = Bosque Secundario)

La distribución del EOE a lo largo del gradiente vertical también presentó diferencias significativas en el bosque secundario con respecto a los demás, donde la altura estandarizada promedio del ensamblaje fue la menor, así como el rango de altura ocupado (Figura 7). En este bosque no se encontró una estratificación del ensamblaje en función de las formas de crecimiento. En los tres bosques el EOE del bosque altoandino estudiado estuvo dominado por formas de crecimiento ramicaules y caulescentes (53-38% y 57-46%), mientras que los seudobulbos fueron poco abundantes (<4%) (Figura 7).

En el bosque maduro y en el bosque degradado la estructura del ensamblaje en el gradiente vertical está caracterizada por una mayor distribución a lo largo del gradiente vertical y una mayor altura estandarizada promedio para el ensamblaje (Figura 7). Además, se observó una estratificación del ensamblaje en función de las formas de crecimiento, en donde en la parte media-alta (Rango de altura estandarizada = 0.4-0.7) del gradiente vertical estuvo dominada por formas de crecimiento caulescente mientras que la parte media baja (Rango de altura estandarizada =0.1-0.4) a formas de crecimiento ramicaule. La forma de crecimiento seudobulbo solo se encontró debajo de la mitad del gradiente vertical en los tres bosques.

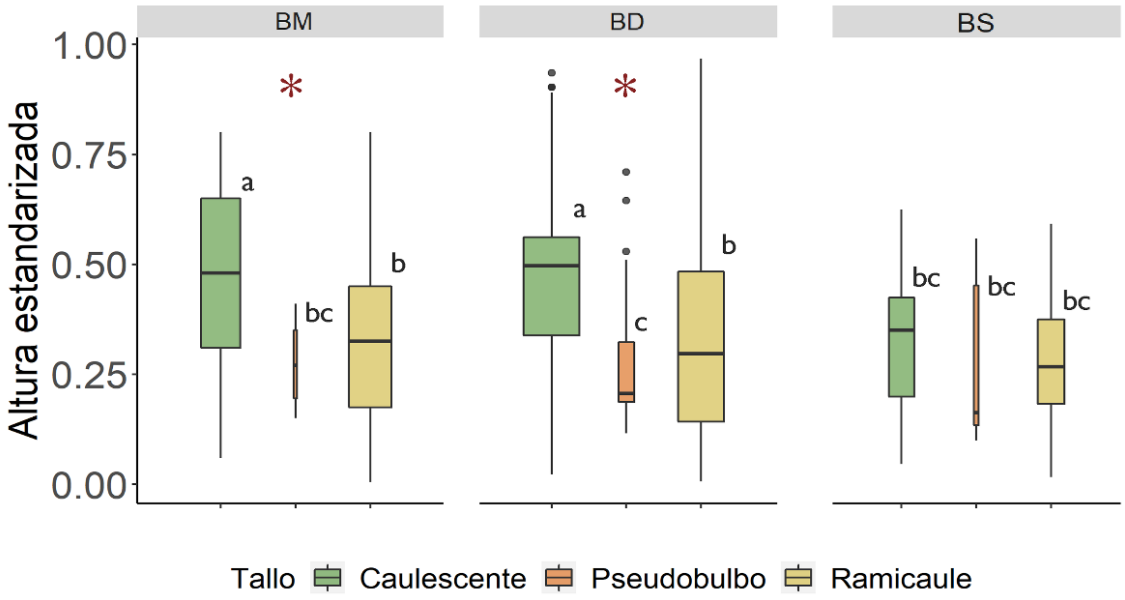

Figura 7 Comparación de la distribución entre formas de crecimiento a lo largo del gradiente vertical en cada tipo de bosque con intensidad de uso. (BM = Bosque Maduro, BD = Bosque Degradado, BS = Bosque Secundario). El ancho de los boxplots refleja proporcionalmente el número de individuos muestreados. Las letras indican diferencias significativas en el promedio de la altura entre formas de crecimiento (p<0.05) entre todos los bosques. Los asteriscos resaltan las diferencias significativas (p<0.05) entre la altura promedio estandarizada del EOE entre bosques.

En los bosques maduros y degradados, se observó la correlación significativa entre algunos rasgos funcionales foliares con la altura en el gradiente vertical, mientras que en el bosque secundario no se presentó ninguna correlación significativa (Tabla 5Figura 4). En bosque maduro y degradado se encontró una correlación significativa entre el AF y SLM con la altura, y del Lth en el bosque degradado. Además, hay una correlación negativa de la altura de la forma de crecimiento Ramicaule y positiva con la forma de crecimiento Caulescente.

Tabla 5 Resultados de la prueba de correlación Spearman entre el CWM de cada rasgo y la altura particionada en cada uno de los sitios. Los colores indican correlación significativa negativa (rojo) y positiva (azul). Los rasgos son AF: área foliar, SLA: área foliar específica, LDMC: contenido de materia seca de la hoja, Lth: grosor foliar, SDMC: contenido de materia seca del tallo, SRL: longitud específica de la raíz, C: caulescente, R: ramicaule y P: pseudobulbo. ** indica p < 0.05; ** indica p < 0.01.*

	Sitio	**Rasgos Funcionales**						**Forma de crecimiento**		
		AF mm^2	**SLA** mm^2/mm	**LDMC** mg/g	**Lth** mm	**SDMC** mm/g	**SRL** mm/g	***C***	***R***	***P***
Correlación CWM-Altura	***BM***	-0.66*	-0.89**	-0.25	0.29	-0.55	-0.56	0.92**	-0.92**	-0.5
	BD	-0.70*	0.72*	0.13	-0.77*	-0.52	0.50	0.88**	-0.72*	-0.56
	BS	0.09	-0.15	-0.69	0.26	-0.66	-0.01	-0.25	-0.13	0.58

Discusión

Los epífitos vasculares, son un grupo importante de los bosques andinos, que ha mostrado ser sensible a la degradación y transformación de los bosques (Barthlott *et al.* 2001, Hietz *et al.* 2006, Besi *et al.* 2019), en su composición (Kóster *et al.* 2009, Larrea & Werner 2010, Guzmán-Jacob *et al.* 2019) y en algunos de sus rasgos funcionales (Susan-Tepetlan *et al.* 2015). Este estudio representa un primer acercamiento al efecto de intensidad de uso del bosque sobre el EOE con énfasis en su respuesta desde los rasgos y la diversidad funcional.

Aunque, conforme a lo esperado, hay un efecto negativo de la intensidad de uso del bosque en el EOE, el EOE en el bosque degradado mostró una estructura y diversidad funcional similar al bosque maduro, a diferencia del bosque secundario que presentó las mayores diferencias. Esto se vio reflejado en la diversidad funcional, la distribución y estratificación del EOE y la respuesta de algunos rasgos funcionales a lo largo del gradiente vertical del bosque. Las similaridades en el EOE epífitas en el bosque maduro y degradado se debe a que, a pesar de las transformaciones en el bosque degradado, se mantiene una estructura y un gradiente vertical similares entre los bosques, lo cual parece estar relacionado con los árboles grandes remanentes. Contrario a esto, en el bosque secundario la estructura del bosque y el gradiente vertical se reducen, con cambios en variables micro climáticas (Figura 2), lo que conlleva a una menor disponibilidad de micrositios, mayor radiación solar y mayor déficit hídrico a lo largo del mismo gradiente, aspectos determinantes en la estructuración del ensamblaje (Barthlott *et al.* 2001, Krömer *et al.* 2007a, Woods *et al.* 2015).

Pese a que la riqueza estimada no mostró grandes diferencias entre los tres bosques (índice *q0*), el bosque secundario presentó una riqueza observada menor que el bosque maduro y el bosque degradado. Los valores similares de riqueza estimada y observada entre el bosque maduro y degradado muestra un comportamiento contrario a lo que mostraron estudios previos en bosques andinos de Ecuador y Venezuela (Barthlott *et al.* 2001, Krömer *et al.* 2007a, Kóster *et al.* 2009) donde la riqueza de epífitos vasculares se reduce en bosques degradados. La fragmentación y el aislamiento de los bosques está estrechamente relacionado con la pérdida de especies en epífitos vasculares (Flores-Palacios & García-Franco 2004, Kóster *et al.* 2009), por lo que posiblemente los valores similares en la riqueza estimada se deban al bajo aislamiento y fragmentación de los bosques en la zona estudiada lo que permite el flujo y la dispersión de especies entre bosques. Adicionalmente, las especies ausentes en el bosque secundario corresponden a especies poco abundantes o distribuidas principalmente en la parte baja del gradiente vertical (Figura S 3), lo que podría indicar que la intensidad de uso está afectando especies raras y de condiciones micro ambientales del sotobosque en el bosque secundario (Krömer *et al.* 2007b).

El EOE epífitas mostró una menor diversidad respecto a los índices *q1* y *q2* estimados (Tabla 4), lo que significa que hubo una menor equitatividad en la distribución de las abundancias en las especies a medida que la intensidad de uso del bosque era mayor. Varios estudios han mostrado que en los bosques degradados la riqueza de los epífitos vasculares puede mantenerse (Guzmán-Jacob *et al.* 2019, Flores-Argüelles *et al.* 2022) y que por lo tanto los cambios en la diversidad se ven reflejados en las abundancias relativas de las especies (Flores-Palacios & García-Franco 2004, Hietz *et al.* 2006, Larrea & Werner 2010). Esto se debe a que la abundancia y distribución espacial son más sensibles a variaciones ambientales y estructurales del bosque que cambios en la riqueza en los epífitos vasculares, donde las especies del

ensamblaje pueden verse favorecidas o afectadas disturbio sin que esto conlleve a su desaparición del ecosistema (Hietz *et al.* 2006, Woods *et al.* 2015).

Los índices de diversidad funcional multi rasgos utilizados muestran que el EOE mantiene una diversidad funcional en el bosque degradado similar al bosque maduro y mayor al bosque secundario (Figura 5). Se observó una reducción menor en la riqueza funcional (FRic) del bosque degradado (-12%) que en el bosque secundario (-36%) comparado con el bosque maduro (Figura 5, A). Esto representó una pérdida en la cantidad de espacio funcional ocupado por la comunidad debido a la pérdida o cambio de especies que por sus rasgos no se adaptan a las nuevas condiciones que la intensidad de uso genera en el bosque, lo cual es un comportamiento esperado en ecosistemas degradados (Mouillot *et al.* 2013, Freitas & Mantovani 2017). El efecto combinado de la pérdida en la estructura (tamaño del árbol) en los bosques junto con aumento en variables climáticas (mayor temperatura y menor humedad relativa) producto de un dosel más abierto y un gradiente vertical menos heterogéneo parece producir un filtro ambiental sobre las especies con rasgos menos favorables ante estas nuevas condiciones (Mason *et al.* 2005, Mouillot *et al.* 2013), que podría estar afectando principalmente a las especies del sotobosque, las cuales son mucho más sensibles (Krömer *et al.* 2007b). Esto es especialmente preocupante en el bosque secundario, ya que un menor valor en la riqueza funcional reduce la capacidad del ensamblaje de amortiguar fluctuaciones ambientales y la resistencia a invasiones debido a nichos no ocupados en el ecosistema (Mason *et al.* 2005).

La pérdida en la ocupación del espacio funcional estuvo relacionada principalmente con el componente PC4, el cual está relacionado con los rasgos funcionales de tallo y raíz (Figura 5). Esto sugiere que los rasgos de tallo y raíz incluidos en el estudio muestran tendencias interesantes que están dando señales sobre la importancia de estos rasgos en la respuesta del ensamblaje. Pese a que como se ha observado, los rasgos foliares son fundamentales en la respuesta del ensamblaje a cambios ambientales dados por la degradación del bosque y por el gradiente vertical, los tallos y las raíces en las orquídeas presentan adaptaciones determinantes para la resistencia al déficit hídrico y la sequía (Zotz & Winkler 2013, Yang *et al.* 2016). Estos rasgos no han sido explorados previamente en los espectros de funcionamiento y forma de las plantas epífitas y su respuesta a gradientes ambientales (Díaz *et al.* 2016, Hietz *et al.* 2022).

El contenido de materia seca del tallo (SDMC), el único rasgo funcional de tallo incluido en el estudio, fue el único que presento una correlación negativa con la altura en todos los bosques (Tabla 5). La tendencia a disminuir el SDMC del ensamblaje a mayor altura podría responder a una estrategia de almacenamiento de agua en los tejidos del tallo para evitar la pérdida de agua en las hojas ante una mayor exposición a radiación y temperatura. Aunque la correlación no fue significativa en ninguno de los casos, SDMC es un rasgo del tallo que en plantas terrestres ha sido correlacionado positivamente con la densidad específica del tallo (Díaz *et al.* 2016), rasgo que se ha mostrado buen predictor de resistencia a la sequía en plantas leñosas (Sperry 2003). Aunque esto está comprobado en las orquídeas con forma de crecimiento seudobulbo (Yang *et al.* 2016), faltan estudios que exploren esta relación en especies con diferentes formas de crecimiento.

Por su parte, el SRL (longitud específica de la raíz), presentó un valor tres veces más alto que en el bosque secundario comparado con los otros dos bosques, lo que puede estar relacionado a una respuesta a un ambiente con mayor déficit hídrico. Un alto valor de SRL representa una menor inversión de biomasa para una determinada longitud de raíz, lo cual se ha relacionado en plantas terrestres con mayores tasas de adquisición de nutrientes y agua (Perez-Harguindeguy *et al.* 2016). En las orquídeas epífitas, las raíces

desarrollan un tejido esponjoso conformado por células muertas llamado velamen, el cual está especializado en la absorción rápida de nutrientes (Zotz & Winkler 2013), por lo que un mayor SRL puede evidenciar una estrategia para la adquisición más eficiente. Hasta ahora no se han incluido en los espectros de función y forma de plantas y epífitos rasgos con una estrecha relación con la adquisición de agua como son los de la raíz (Díaz *et al.* 2016, Hietz *et al.* 2022), por lo que una mayor exploración de estos rasgos puede dar un mejor entendimiento sobre las estrategias de respuesta del EOE.

Pese a la ligera disminución en la riqueza funcional, el bosque degradado mantiene una homogeneidad y la diversidad funcional similar al bosque maduro. Presentó una distribución similar de las especies (FEve, Figura 5, B) en el espacio funcional, inclusive entre aquellas más disímiles (FDiv, Figura 5, C). Esto significa que en el bosque degradado se mantiene una alta variabilidad de rasgos bien distribuidos en el espacio funcional, lo que significa un mejor aprovechamiento de los nichos disponibles en el ecosistema (Mouillot *et al.* 2013). Los valores más altos de FDiv en los bosques maduros y degradados indican un mayor grado de diferenciación del nicho y un menor competición y más eficiente uso de los recursos (Mason *et al.* 2005), lo cual soporta la idea de que en el bosque secundario hay un filtro ambiental lo suficientemente fuerte que conlleva a una reducción de los nichos ocupados por la desaparición de especies con rasgos menos favorables, por lo que las especies que remanentes quedan confinadas a un espacio funcional más reducido, lo que implica menor diversidad funcional (Villeger *et al.* 2008, Mouillot *et al.* 2013).

En el gradiente vertical el bosque maduro y degradado mostraron una mayor abundancia total y distribución del EOE a lo largo del gradiente vertical en comparación con el bosque secundario (Figura 7). Esto se debe a la relación positiva entre el tamaño del árbol hospedero y la abundancia (biomasa) del ensamblaje los bosques maduros y degradados, que en el bosque secundario no fue significativa (Figura 6). Una mayor disponibilidad de sustrato, mayor tiempo para el establecimiento de las orquídeas y un amplio gradiente ambiental vertical que brindan los árboles grandes son variables determinantes en distribución y abundancia del ensamblaje de epífitos vasculares (Barthlott *et al.* 2001, Krömer *et al.* 2007b, Hernández-Pérez *et al.* 2018, Petean *et al.* 2018). Además, la colonización de los hospederos por parte de las epífitas vasculares es un proceso lento que está significativamente relacionado con el tiempo de disponibilidad y la acumulación de sustrato orgánico (Hernández-Pérez *et al.* 2018). Por esta razón, los bosques maduros y degradados presentaron mayor cantidad de biomasa que los bosques secundarios, donde la joven edad de los árboles reduce su capacidad de almacenar biomasa del EOE (Krömer *et al.* 2007a).

No obstante, en los bosques degradados la cantidad de biomasa acumulada del EOE por los árboles grandes fue mucho mayor que en el bosque maduro (Figura 6) y por ende una mayor biomasa del ensamblaje por área del bosque. Esta diferencia podría relacionarse con que en el bosque degradado hay una mayor cantidad de luz ingresando a las zonas medias del gradiente vertical producto de un dosel discontinuo. Dado que la disponibilidad de luz es un determinante en la estructuración y dominancia del ensamblaje (Küper *et al.* 2004, Krömer *et al.* 2007b, Zhang *et al.* 2018) se ha registrado que algunas especies aumenten su abundancia gracias a un mejor acceso a este recurso (Krömer & Gradstein 2003, Hietz *et al.* 2006). Estudios sobre la distribución vertical de epífitos vasculares en bosques montanos de Bolivia y México, mostraron que la abundancia del ensamblaje aumenta con unos mayores niveles de luz y complejidad estructural del árbol hospedero, lo cual corresponde con la zona media-alta del gradiente vertical y disminuye medida que se aproxima al extremo superior del dosel o la parte más baja del tronco donde las condiciones son menos favorables por acceso a luz o exposición a mayor temperatura (Krömer *et al.* 2007b, Hernández-Pérez *et al.* 2018).

En los bosques maduros y degradados, la altura estandarizada del ensamblaje fue mayor y mostró una estratificación del ensamblaje a lo largo del gradiente vertical (Figura 7). Estas diferencias con respecto al EOE en el bosque secundario parece estar relacionada con cambios drásticos en la estructura y variables ambientales del bosque (Kóster *et al.* 2009): un dosel abierto y más bajo conlleva un aumento en la temperatura y una disminución de la humedad relativa (Susan-Tepetlan *et al.* 2015) sobre todo, hacia la zona más alta del gradiente vertical. Por su parte, la ausencia de árboles grandes supone una menor disponibilidad de sustrato para permitir la colonización de individuos, especialmente en el dosel donde las ramas son más delgadas y están más expuestas (Krömer *et al.* 2007a, Zotz 2007). Esto se refleja en que el EOE en los bosques maduros y degradados abarca casi la totalidad del gradiente vertical, mientras que en el bosque secundario ocupa una menor parte. La reducción en el promedio de altura es un fenómeno que se observó previamente en varias especies de epífitos en bosques degradados debido condiciones más extremas en un dosel menos continuo y más expuesto (Hietz *et al.* 2006). Además, es posible que, como consecuencia de un ambiente más extremo y expuesto, en el bosque secundario se podrían estar presentando tasas de mortalidad más altas de orquídeas (Zuleta *et al.* 2016), por lo que valdría la pena estudiar como estos factores están afectando la abundancia y distribución del ensamblaje.

La estratificación observada en el EOE en el bosque maduro y degradado, evidencia como el gradiente vertical determina la distribución y abundancia del EOE y que las formas de crecimiento de las orquídeas están respondiendo a esos factores ambientales. En los bosques tropicales, el gradiente vertical está caracterizado por diferencias en variables micro ambientales que definen un gradiente en función del déficit hídrico (Zotz & Hietz 2001, Krömer *et al.* 2007b, Petter *et al.* 2016), con mayor temperatura y radiación y menor humedad relativa en el dosel, algo que se presentó también en los bosques de este estudio (Figura 2). Estudios han encontrado que dentro del ensamblaje de epífitos vasculares, hay grupos de especies asociados significativamente a diferentes zonas del gradiente vertical (Gómez González *et al.* 2017, Hernández-Pérez *et al.* 2018) y que estos grupos están definidos por rasgos funcionales similares (Zotz 2007, Petter *et al.* 2016, Agudelo *et al.* 2019). Por esto, una pérdida en la variabilidad ambiental propia del gradiente vertical puede estar reflejándose en una pérdida de la estratificación encontrada en los bosques secundarios.

El gradiente vertical en los bosques maduros y degradados es un factor determinante en el mantenimiento de la diversidad funcional, lo cual se evidencia en la respuesta significativa que tuvieron algunos rasgos funcionales con la altura, contrario a lo encontrado en el bosque secundario (Tabla 5). Como se mencionó anteriormente, a lo largo a lo largo del gradiente vertical del bosque tropical se encuentra un gradiente ambiental relacionado con un mayor déficit hídrico que aumenta gradualmente hacia la parte superior, por lo que cambios en el CWM de rasgos funcionales foliares son esperados debido al remplazo de especies cuyos rasgos no son adecuados en determinados extremos del gradiente (Susan-Tepetlan *et al.* 2015, Petter *et al.* 2016). La ausencia de una relación significativa entre los rasgos funcionales y la altura en el bosque secundario demuestra la pérdida en la variación ambiental dentro del gradiente vertical producto de unas condiciones menos favorables para muchas especies, lo que se ve reducido en la diversidad funcional (Petter *et al.* 2016, Hietz *et al.* 2022).

De acuerdo a lo mencionado anteriormente, los valores del CWM de las formas de crecimiento del EOE presentaron una relación significativa con la altura (Tabla 5), reforzando los resultados anteriormente presentados sobre la estratificación del ensamblaje en el gradiente. El hábito caulescente fue dominante la parte superior del gradiente vertical del bosque mientras que el hábito ramicaule dominó la parte inferior del gradiente, lo que con seguridad está relacionado con una asociación de las formas de

crecimiento con los rasgos funcionales que permiten diferenciarlo (Figura S 4). Rasgos como Lth, SLA y LDMC fueron aquellos que mejor diferenciaron las formas de crecimiento, siendo estos rasgos foliares que a su vez tienen una relación significativa con el gradiente vertical (Hietz *et al.* 2022) y son importantes en la respuesta a gradientes ambientales (Díaz *et al.* 2016).

En el bosque maduro, la relación significativa del AF y SLA (negativa) con la altura corresponde con la tendencia esperada para estos dos rasgos en un gradiente vertical (Schellenberger *et al.* 2018, Hietz *et al.* 2022). De acuerdo con Petter *et al.* (2016), SLA es el rasgo con mayor relación significativa con la altura y presentó consistentemente relaciones negativas. Una disminución del SLA junto a un aumento del AF aumenta la eficiencia en la captura de luz lo cual ocurre en condiciones de mayor sombra en el sotobosque (Hietz *et al.* 2022) mientras que un aumento en el SLA reduce las tasas de pérdida de agua (Yang *et al.* 2016), lo que explica las relaciones de los rasgos en el gradiente vertical en el bosque maduro. Sin embargo, de manera contraria, el SLA y el Lth en el bosque degradado tuvo una relación inversa (negativa) con la altura (Tabla 5). Esto puede estar parcialmente relacionado a una mayor entrada de luz al sotobosque debido a la discontinuidad del dosel y a una mayor dominancia del hábito caulescente, que tiene valores menores de SLA y Lth (Figura S2).

Aunque los resultados para los rasgos funcionales en los diferentes tipos de bosques y en el gradiente vertical resultaron importantes, las diferencias mencionadas entre las tendencias obtenidas y esperadas del CWM de algunos rasgos entre bosques disturbados y su relación con el gradiente vertical podría estar relacionado con dos factores: uno intrínseco del grupo de orquídeas y otro relacionado con la metodología utilizada. Las orquídeas epífitas, pese a su relativa amplia diversidad morfológica, tienen características que son derivadas de sus adaptaciones al hábito epífito (Zhang *et al.* 2018, Hietz *et al.* 2022). Esto significa que aunque en el EOE puedan presentarse diferencias amplias entre algunos rasgos funcionales, muchos otros pueden estar conservados y mostrar una señal filogenética, permitiendo una menor variabilidad (Li *et al.* 2017). Además, se ha demostrado que las orquídeas tienen mecanismos que les permiten compensar rasgos desfavorables ante condiciones de déficit hídrico (Yang *et al.* 2016) mediante la acumulación de agua y nutrientes en el tallo. Esto puede estar sucediendo algunas especies con forma de crecimiento caulescente, lo cual explicaría su dominancia la parte superior del gradiente vertical.

Por otro lado, está comprobado que las especies pueden ajustar sus rasgos en respuesta al ambiente (Bolnick *et al.* 2011, de Bello *et al.* 2011) y que la variabilidad intraespecífica juega un papel importantes en la zonificación vertical del ensamblaje de epífitos vasculares (Petter *et al.* 2016). Por ejemplo, una amplia variabilidad intraespecífica puede estar asociada con generalismo ecológico, aumentando el potencial rango de distribución vertical en el bosque (Hietz *et al.* 2022). Los resultados encontrados pueden estar algo sesgados ya que las especies del ensamblaje de epífitos que están presentes en la mayor parte del gradiente ambiental puede que presenten una amplia variación en sus rasgos en respuesta al gradiente vertical y de disturbio, lo cual está siendo enmascarado al asignárseles un valor único.

En conclusión, la comparación entre bosques con diferentes intensidades de uso mostró que los bosques degradados conservan un EOE con valores similares de diversidad funcional y estructura que el de los bosques maduros, por lo que representan bosques con un alto valor para la conservación del ensamblaje (Barthlott *et al.* 2001, Nieder *et al.* 2001). En el caso de los bosques degradados, los árboles grandes mostraron mantener los micrositios y un gradiente vertical amplio con variabilidad micro climática (Hietz *et al.* 2006), lo que fue determinante para conservar el EOE en condiciones similares al bosque maduro. Por su parte, muestra que posterior a la completa transformación del bosque, luego de 20 años de

regeneración el EOE se ve limitada por la ausencia de esa estructura y gradiente vertical anteriormente mencionado.

Adicionalmente, el enfoque basado en rasgos funcionales demostró que la conservación del gradiente vertical es determinante para el EOE, probando ser una valiosa herramienta para la caracterización de los efectos sobre el ensamblaje. Diferentes estudios han mostrado que la reducción en la diversidad funcional está relacionada con diferentes grados de intensidad de uso de los ecosistemas y que en muchos casos son mucho responden de manera mucho más sensible a estos cambios, por lo que su aplicación es de gran importancia para la predecir los impactos o para la identificación de áreas importantes para la conservación (Rosenfeld 2002, Carreño-Rocabado *et al.* 2012, Freitas & Mantovani 2017, Heilmeier 2019).

Agradecimientos

Agradecemos en primer lugar a la Reserva Nacional Natural de la Sociedad Civil La Laja, especialmente a Luis Linares y Marina Romero quienes nos dieron toda su colaboración para llevar a cabo esta investigación y a la fundación IDEA WILD por la donación del hipsómetro y el micrómetro que fueron de mucha utilidad. Gracias a la profesora Ana María Benavides y Samuel Monsalve por sus aportes a la formulación de este proyecto. Al profesor Julio Betancur del Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia por el préstamo de algunos equipos para las salidas de campo. Al profesor Juan Carlos Benavides por facilitar las instalaciones del Laboratorio de Ecología y Cambio Climático en la Pontificia Universidad Javeriana para procesar todas las muestras. Adicionalmente a Robinson Rincón por su gran apoyo en campo durante la trepa de los árboles. A Liliana Saboyá, Erika Hernández y Nicolas Skillings por su apoyo y acompañamientos en campo. Especial agradecimiento a los profesores de la Maestría, especialmente a Giovanny Bogotá y Angela Parrado, quienes aportaron y retroalimentaron significativamente durante todo el proceso. Finalmente, a Merilyn Caballero por todo su apoyo y motivación a lo largo de todo este camino. Personal herbario UDBC

Bibliografía

AGUDELO, C.M., A.M. BENAVIDES, T. TAYLOR, K.J. FEELEY & A. DUQUE. 2019. Functional composition of epiphyte communities in the Colombian Andes. Ecology. WILEY, 111 RIVER ST, HOBOKEN 07030-5774, NJ USA.

ANDEREGG, L.D.L., L.T. BERNER, G. BADGLEY, M.L. SETHI, B.E. LAW & J. HILLERISLAMBERS. 2018. Within-species patterns challenge our understanding of the leaf economics spectrum. Ecology Letters 21: 734–744.

ARÉVALO, R. & J. BETANCUR. 2006. Vertical distribution of vascular epiphytes in four forest types of Serranía de Chiribiquete, Colombian Guayana. Selbyana 27: 175–185.

ARMENTERAS, D. 2014. DINÁMICAS Y CAUSAS DE DEFORESTACIÓN EN BOSQUES DE LATINO AMÉRICA : UNA REVISIÓN DESDE 1990. Colombia Forestal 17(2): 233–246.

ARMENTERAS, D., F. GAST & H. VILLAREAL. 2003. Andean forest fragmentation and the representativeness of protected natural areas in the eastern Andes, Colombia. Biological Conservation 113: 245–256.

BARTHLOTT, W. 1996. Global distribution of species diversity in vascular plants : towards a world map of phytodiversity. Erdkunde 50: 317–327.

BARTHLOTT, W., V. SCHMIT-NEUERBURG, J. NIEDER & S. ENGWALD. 2001. Diversity and abundance of vascular epiphytes : A comparison of secondary vegetation and primary montane rain forest in the Venezuelan Andes Diversity and abundance of vascular epiphytes : a comparison of secondary vegetation and primary montane rain fore. Plant Ecology 152: 154–156.

DE BELLO, F., S. LAVOREL, C.H. ALBERT, W. THUILLER, K. GRIGULIS, J. DOLEZAL, Š. JANEČEK & J. LEPŠ. 2011. Quantifying the relevance of intraspecific trait variability for functional diversity. Methods in Ecology and Evolution 2: 163–174.

BENAVIDES, A.M., D. ZULETA, J.C. BENAVIDES & J. CARMONA. 2017. Epiphyte Biomass in Northern Andean Forests. P. 12. In: Conference Papers.

BESI, E.E., D. NIKONG, M. MUSTAFA & R. GO. 2019. Orchid diversity in antropogenic-induced degraded tropical rainforest, an extrapolation towards conservation. Lankesteriana 19: 107–124.

BETANCUR, J., M.F. GONZÁLEZ, E. HERNÁNDEZ-ALDANA, C. CASTRO, F. GÓMEZ-SUESCÚN, D.E. HERNÁNDEZ-RODRÍGUEZ, M.S. JAIMES & R. GALINDO-TARAZONA. 2018. Los colores del páramo de Chingaza. Guía de plantas. Serie Guías de Campo del Instituto de Ciencias Naturales N.°20. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia.

BOLNICK, D.I., P. AMARASEKARE, M.S. ARAÚJO, R. BÜRGER, J.M. LEVINE, M. NOVAK, V.H.W. RUDOLF, S.J. SCHREIBER, M.C. URBAN & D.A. VASSEUR. 2011. Why intraspecific trait variation matters in community ecology. Trends in Ecology & Evolution 26: 183–192.

CALLAWAY, R.M., K.O. REINHART, G.W. MOORE, D.J. MOORE & S.C. PENNINGS. 2002. Epiphyte host preferences and host traits : mechanisms for species-specific interactions. Oecologia 132: 221–230.

CARDELUS, C.L. & M.C. MACK. 2010. The nutrient status of epiphytes and their host trees along an elevational gradient in Costa Rica. Plant Ecology 207: 25–37.

CARDINALE, B.J., K.L. MATULICH, D.U. HOOPER, J.E. BYRNES, E. DUFFY, L. GAMFELDT, P. BALVANERA, M.I.O. CONNOR

& A. GONZALEZ. 2011. The functional role of producer diversity in ecosystems. American Journal of Botany 98: 572–592.

CARREÑO-ROCABADO, G., M. PEÑA-CLAROS, F. BONGERS, A. ALARCÓN, J.-C. LICONA & L. POORTER. 2012. Effects of disturbance intensity on species and functional diversity in a tropical forest. Journal of Ecology 100: 1453–1463.

CAVELIER, J., D. LIZCANO & M.T. PULIDO. 2001. Colombia. Pp. 442–498. In: M. Kappelle, A.D.B.T.-B. nublados del N. Brown, M. Kappelle & A.D. Brown (eds.). Bosques nublados del Neotrópico. Santo Domingo de Heredia, Costa Rica.

CHAO, A., N.J. GOTELLI, T.C. HSIEH, E.L. SANDER, K.H. MA, R.K. COLWELL & A.M. ELLISON. 2014. Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. Ecological Monographs 84: 45–67.

CHAZDON, R.L., C.A. PERES, D. DENT, D. SHEIL, A.E. LUGO, D. LAMB, N.E. STORK & S.E. MILLER. 2009. The potential for species conservation in tropical secondary forests. Conservation biology : the journal of the Society for Conservation Biology 23: 1406–1417. United States.

CORNELISSEN, J.H.C., S. LAVOREL, E. GARNIER, S. DÍAZ, N. BUCHMANN, D.E. GURVICH, P.B. REICH, H. TER STEEGE, H.D. MORGAN, M.G.A. VAN DER HEIJDEN, J.G. PAUSAS & H. POORTER. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. Australian Journal of Botany 51: 335–380.

COXSON, D. & N.M. NADKARNI. 1995. Ecological roles of epiphytes in nutrient cycles of forest ecosystems. Pp. 495–546. In: M. Lowman & N.M. Nadkarni (eds.). Forest Canopies. Academic Press, San Diego.

CRIBB, J.P., K. SHELAGH, D. KINGSLEY & R. BARRETT. 2003. Orchid conservation: a global perspective. P. 418. In: K.W. Dixon, S.. Pell, R.L. Barrett & P.J. Cribb (eds.). Orchid conservation. Natural History Publications, Kota Kinabalu, Malasia.

DÍAZ, S., J. KATTGE, J.H.C. CORNELISSEN, I.J. WRIGHT, S. LAVOREL, S. DRAY, B. REU, M. KLEYER, C. WIRTH, I. COLIN PRENTICE, E. GARNIER, G. BÖNISCH, M. WESTOBY, H. POORTER, P.B. REICH, A.T. MOLES, J. DICKIE, A.N. GILLISON, A.E. ZANNE, ET AL. 2016. The global spectrum of plant form and function. Nature 529: 167–171. Nature Publishing Group.

DÍAZ, S., S. LAVOREL, F. DE BELLO, F. QUÉTIER, K. GRIGULIS & T.M. ROBSON. 2007. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. Proceedings of the National Academy of Sciences 104: 20684–20689.

DING, Y., G. LIU, R. ZANG, J. ZHANG, X. LU & J. HUANG. 2016. Distribution of vascular epiphytes along a tropical elevational gradient: disentangling abiotic and biotic determinants. Scientific Reports 6. NATURE PUBLISHING GROUP, MACMILLAN BUILDING, 4 CRINAN ST, LONDON N1 9XW, ENGLAND.

DRESSLER, R. 1981. The Orchids Natural History and Classification. P. In: Systematic Botany. Harvard University Press.

E. KUEBBING, S., D. MAYNARD & M. BRADFORD. 2017. Linking functional diversity and ecosystem processes: A framework for using functional diversity metrics to predict the ecosystem impact of functionally unique species. Journal of Ecology 106.

ETTER, A., C. MCALPINE & H. POSSINGHAM. 2008. Historical Patterns and Drivers of Landscape Change in Colombia Since 1500: A Regionalized Spatial Approach. Annals of the Association of American

Geographers 98: 2–23. Routledge.

FLORES-ARGÜELLES, A., A. ESPEJO-SERNA, A.R. LÓPEZ-FERRARI & T. KRÖMER. 2022. Diversity and Vertical Distribution of Epiphytic Angiosperms , in Natural and Disturbed Forest on the Northern Coast of Jalisco , Mexico. Frontiers in Forest and Global Change 5: 1–16.

FLORES-PALACIOS, A. & J.G. GARCÍA-FRANCO. 2004. Effect of isolation on the structure and nutrient content of oak epiphyte communities. Plant Ecology 173: 259–269.

FREITAS, J. & W. MANTOVANI. 2017. An overview of the applicability of functional diversity in Biological Conservation. Brazilian Journal of Biology 78: 517–524.

GENTRY, A.H. 1995. Patterns of diversity and floristic composition in Neotropical Montane Forests. Biodiversity and conservation of Neotropical montane forests. Proc. symposium, New York Botanical Garden, 1993: 103–126.

GENTRY, A.H. 2001. Patrones de diversidad y composición florística en los bosques de las montañas Neotropicales. Pp. 85–123. In: M. Kappelle & A.D. Brown (eds.). Bosques nublados del Neotrópico. Instituto Nacional de Biodiversidad InBio, Santo Domingo de Heredia, Costa Rica.

GENTRY, A.H. & C.H. DODSON. 1987. Diversity and Biogeography of Neotropical Vascular Epiphytes. Annals of the Missouri Botanical Garden1 74: 205–233.

GÓMEZ-DÍAZ, J.A., T. KRÖMER, H. KREFT, G. GEROLD, C.I. CARVAJAL-HERNÁNDEZ & F. HEITKAMP. 2017. Diversity and composition of herbaceous angiosperms along gradients of elevation and forest-use intensity. Plos ONE 12: 1–17.

GÓMEZ GONZÁLEZ, D.C., C.R. QUIEL, G. ZOTZ & M.Y. BADER. 2017. Species richness and biomass of epiphytic vegetation in a tropical montane forest in western Panama. Tropical Conservation Science 10: 9–11.

GRADSTEIN, S.R., N.M. NADKARNI, T. KRÖMER, I. HOLZ & N. NÖSKE. 2003. A Protocol for Rapid and Representative Sampling of Vascular and Non-Vascular Epiphyte Diversity of Tropical Rain Forests. Selbyana 24: 105–111.

GRAVENDEEL, B., A. SMITHSON, F.J. SLIK & A. SCHUITEMAN. 2004. Epiphytism and pollinator specialization: drivers for orchid diversity? Phil. Trans. Roy. Soc. London B 359: 1523–1536.

GUARIGUATA, M.R. & R. OSTERTAG. 2001. Neotropical secondary forest succession : changes in structural and functional characteristics. Forest Ecology and Management 148: 185–206.

GUZMÁN-JACOB, V., G. ZOTZ, D. CRAVEN, A. TAYLOR, T. KRÖMER, M.L. MONGE-GONZÁLEZ & H. KREFT. 2019. Effects of forest-use intensity on vascular epiphyte diversity along an elevational gradient. Diversity and Distributions 0: 1–12.

HE, J. 2018. Physiological roles of the green pseudobulb in tropical epiphytic orchids. Advances in Plants & Agriculture Research 8: 75–77.

HEILMEIER, H. 2019. Functional traits explaining plant responses to past and future climate changes. Flora 254: 1–11.

HENAO-DÍAZ, L.F., S. ARGÜELLO-BERNAL & P.R. STEVENSON. 2012. Patrones de Diversidad de Epífitas en Bosques de Tierras Bajas y Subandinos. Colombia Forestal 15: 161–172.

HERNÁNDEZ-PÉREZ, E., E. SOLANO & R. RÍOS-GÓMEZ. 2018. Host affinity and vertical distribution of epiphytic orchids in a montane cloud forest in southern Mexico. Botanical Sciences 96: 200–217.

HIETZ, P., G. BUCHBERGER & M. WINKLER. 2006. Effect of forest disturbance on abundance and distribution of epiphytic bromeliads and orchids. Ecotropica 12: 103–112.

HIETZ, P., K. WAGNER, F. NUNES, R. JULIANO, S. CABRAL, C. AGUDELO, A. MARÍA, B. MANUEL, C.L. CARDELÚS, N. CHILPA, G. LUCAS, E. NASCIMENTO, R. DE PAULA, O. HELENA, J.R.E. RAFAEL, D.P. FARIAS, V. GUZMÁN, J. JENS, M. KESSLER, ET AL. 2022. Putting vascular epiphytes on the traits map. Journal of Ecology 110: 340–358.

HSIEH, T.C., K.H. MA & A. CHAO. 2016. iNEXT: an R package for rarefaction and extrapolation of species diversity (Hill numbers). Methods in Ecology and Evolution 7: 1451–1456.

JOHANSSON, D.R. 1974. Ecology of vascular epiphytes in West African rain forest. P. In: Acta Phytogeogr.

KARREMANS, A.P. 2016. Genera pleurothallidinarum: An updated phylogenetic overview of pleurothallidinae. Lankesteriana 16: 219–241.

KÖHLER, L., C. TOBÓN, K.F.A. FRUMAU & L.A. (SAMPURNO) BRUIJNZEEL. 2007. Biomass and water storage dynamics of epiphytes in old-growth and secondary montane cloud forest stands in Costa Rica. Plant Ecology 193: 171–184.

KÓSTER, N., K. FRIEDRICH, J. NIEDER & W. BARTHLOTT. 2009. Conservation of epiphyte diversity in an andean landscape transformed by human land use. Conservation Biology 23: 911–919.

KREFT, H. & W. JETZ. 2007. Global patterns and determinants of vascular plant diversity. Proceedings of the National Academy of Sciences 104: 5925–5930.

KRÖMER, T. & S.R. GRADSTEIN. 2003. Species richness of vascular epiphytes in two primary forests and fallows in the Bolivian Andes. Selbyana 24: 190–195.

KRÖMER, T., S.R. GRADSTEIN & A. ACEBEY. 2007a. Diversidad y ecología de epífitas vasculares en bosques montanos primarios y secundarios de Bolivia Diversity and ecology of vascular epiphytes in natural montane forests and fallows of Bolivia. Ecología en Bolivia 42: 23–33.

KRÖMER, T., M. KESSLER & S.R. GRADSTEIN. 2007b. Vertical stratification of vascular epiphytes in submontane and montane forest of the Bolivian Andes: The importance of the understory. Plant Ecology 189: 261–278.

KRÖMER, T., M. KESSLER, S.R. GRADSTEIN & A. ACEBEY. 2005. Diversity patterns of vascular epiphytes along an elevational gradient in the Andes. Journal of Biogeography 32: 1799–1809.

KÜPER, W., H. KREFT, J. NIEDER, N. KÖSTER & W. BARTHLOTT. 2004. Large-scale diversity patterns of vascular epiphytes in Neotropical montane rain forests. Journal of Biogeography 31: 1477–1487.

LALIBERTÉ, E. & P. LEGENDRE. 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. Ecological Society of America 91: 299–305.

LARREA, M.L. & F.A. WERNER. 2010. Response of vascular epiphyte diversity to different land-use intensities in a neotropical montane wet forest. Forest Ecology and Management 260: 1950–1955. Elsevier B.V.

LI, D., A.R. IVES & D.M. WALLER. 2017. Can functional traits account for phylogenetic signal in community

composition? New Phytologist 214: 607–618.

MAGNEVILLE, C., N. LOISEAU, C. ALBOUY, N. CASAJUS, T. CLAVERIE, A. ESCALAS, F. LEPRIEUR, E. MAIRE, D. MOUILLOT & S. VILLÉGER. 2021. mFD: an R package to compute and illustrate the multiple facets of functional diversity. Ecography 44: 1–15.

MAMO, Y., G. MENGESHA, A. SHIMELIS, W.C. AUTHORITY, P.O. BOX, A. ABABA, P.O. BOX & A. ABABA. 2015. Woody Plant Diversity Along Disturbance Gradients in the Northern Afro-montane forest of Bale Mountains, Ethiopia. International Journal of Development Research 5: 3745–3754.

MASON, N.W.H. & F. DE BELLO. 2013. Functional diversity : a tool for answering challenging ecological questions. Journal of Vegetation Science 24: 777–780.

MASON, N.W.H., D. MOUILLOT, W.G. LEE & J.B. WILSON. 2005. Functional richness , functional evenness and functional divergence : the primary components of functional diversity. OIKOS 1: 112–118.

MEISEL, J.E., R.S. KAUFMANN & F. PUPULIN. 2014. Orchids of Tropical America. Cornell University Press.

MITTERMEIER, R., P. GIL, M. HOFFMANN, J. PILGRIM, T. BROOKS, C. MITTERMEIER, J. LAMOREUX & G. FONSECA. 2004. Hotspots Revisited. Earth's Biologically Richest and Most Endangered Terrestrial Ecoregions. P. In: Conserv. Int.

MITTERMEIER, R.A., W.R. TURNER, F.W. LARSEN, T.M. BROOKS & C. GASCON. 2011. Global Biodiversity Conservation: The Critical Role of Hotspots. Pp. 3–22. In: F.E. Zachos & J.C. Habel (eds.). Biodiversity Hotspots: Distribution and Protection of Conservation Priority Areas. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg.

MONSALVE-CORREA, S. 2016. Ecología funcional de las orquídeas epífitas: una mirada al dosel de los bosques de Antioquia. Universidad de Antioquia, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales.

MOUILLOT, D., N.W.H. MASON, S. VILLEGER, N.A.J. GRAHAM & D.R. BELLWOOD. 2013. A functional approach reveals community responses to disturbances. Trends in Ecology & Evolution 28: 167–177.

NADKARNI, N.M., M.C. MERWIN, T. EVERGREEN & S. COLLEGE. 2013. Forest Canopies , Plant Diversity. Pp. 516–527. In: Encyclopedia of Biodiversity. Elsevier Inc.

NEWBOLD, T., L.N. HUDSON, S.L.L. HILL, S. CONTU, I. LYSENKO, R.A. SENIOR, L. BÖRGER, D.J. BENNETT, A. CHOIMES, B. COLLEN, J. DAY, A. DE PALMA, S. DÍAZ, S. ECHEVERRIA-LONDOÑO, M.J. EDGAR, A. FELDMAN, M. GARON, M.L.K. HARRISON, T. ALHUSSEINI, ET AL. 2015. Global effects of land use on local terrestrial biodiversity. Nature 520: 45–50.

NIEDER, J., J. PROSPERÍ & G. MOCHALOUD. 2001. Epiphytes and their contribution to canopy diversity. Plant Ecology: 51–63.

NORDEN, N., R.L. CHAZDON, A. CHAO, Y.-H. JIANG & B. VÍLCHEZ-ALVARADO. 2009. Resilience of tropical rain forests: tree community reassembly in secondary forests. Ecology letters 12: 385–394. England.

OGLE, D.H. & J.C. DOLL. 2022. FSA: Fischeries Stock Analysis. <https://github.com/fishR-Core-Team/FSA>.

PEREZ-HARGUINDEGUY, N., S. DIAZ, E. GARNIER, S. LAVOREL, H. POORTER, P. JAUREGUIBERRY, M.S. BRET-HARTE, W.K. CORNWELL, J.M. CRAINE, D.E. GURVICH, C. URCELAY, E.J. VENEKLAAS, P.B. REICH, L. POORTER, I.J. WRIGHT, P. RAY, L. ENRICO, J.G. PAUSAS, A.C. DE VOS, ET AL. 2016. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide (vol 61, pg 167, 2013). Australian Journal of Botany 64: 715–716. CSIRO PUBLISHING, UNIPARK, BLDG 1, LEVEL 1, 195 WELLINGTON RD, LOCKED BAG 10, CLAYTON,

VIC 3168, AUSTRALIA.

PERRY, D.R. 1978. A Method of Access into the Crowns of Emergent and Canopy Trees. Biotropica 10: 155–157.

PETEAN, M.P., A.K. MARCON, D. LIESCH, F. GALVAO & R.A. KERSTEN. 2018. Vascular epiphyte biomass in a South Brazilian fragment of Atlantic Forest. Anais da Academia Brasileira de Ciencias 90: 1–12.

PETTER, G., K. WAGNER, W. WANEK, E.J.S. DELGADO, G. ZOTZ, J.S. CABRAL & H. KREFT. 2016. Functional leaf traits of vascular epiphytes: vertical trends within the forest, intra- and interspecific trait variability, and taxonomic signals. Functional Ecology 30: 188–198. WILEY-BLACKWELL, 111 RIVER ST, HOBOKEN 07030-5774, NJ USA.

PLA, L., F. CASANOVES & J. DI RENZO. 2012. Quantifying Functional Biodiversity. Springer.

ROCHA-SANTOS, L., M.M. MAYFIELD, A. LOPES V, M.S. PESSOA, D.C. TALORA, D. FARIA & E. CAZETTA. 2019. The loss of functional diversity: A detrimental influence of landscape-scale deforestation on tree reproductive traits. Journal of Ecology: 1–12. WILEY, 111 RIVER ST, HOBOKEN 07030-5774, NJ USA.

ROSENFELD, J.S. 2002. Functional redundancy in ecology and conservation. Oikos 98: 156–162.

RSTUDIO-TEAM. 2015. RStudio: Integrated Development for R. RStudio, Inc. Boston, MA.

RUBIANO, K., N. CLERICI, N. NORDEN & A. ETTER. 2017. Secondary Forest and Shrubland Dynamics in a Highly Transformed Landscape in the Northern Andes of Colombia (1985–2015). Forests 8: 216.

RUDOLPH, D., G. RAUER, J. NIEDER & W. BARTHLOTT. 1998. Distributional patterns of epiphytes in the canopy and phorophyte characteristics in a western andean rain forest in Ecuador. Selbyana 19: 27–33.

RUEDEN, C.T., J. SCHINDELIN, M.C. HINER, B.E. DEZONIA, A.E. WALTER, E.T. ARENA & K.W. ELICEIRI. 2017. ImageJ2: ImageJ for the next generation of scientific image data. BMC Bioinformatics 18: 529.

SCHELLENBERGER, D.C., G. ZOTZ, A. HEMP & M. KLEYER. 2018. Trait patterns of epiphytes compared to other plant life-forms along a tropical elevation gradient. Functional Ecology 32: 2073–2084.

SPERRY, J.S. 2003. Evolution of Water Transport and Xylem Structure. International Journal of Plant Sciences 164: S115–S127.

STIPKOVÁ, Z., I. TRAXMANDLOVÁ & P. KINDLMANN. 2016. Determinants of orchid species diversity in Latin America. Lankesteriana 16: 293–297. scielo.

SUSAN-TEPETLAN, T.M., N. VELÁZQUEZ-ROSAS & T. KRÖMER. 2015. Changes in the functional characteristics of vascular epiphytes of cloud forests and secondary vegetation in the central region of Veracruz, Mexico. Botanical Sciences 93: 153–163.

VARGAS, O. & P. PEDRAZA. 2004. Parque Nacional Natural Chingaza. Unidad de Parques Nacionales, Acueducto de Bogotá. 22 6pp., Bogotá D. C.

VILLEGER, S., N.W.H. MASON & D. MOUILLOT. 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. ECOLOGY 89: 2290–2301. WILEY-BLACKWELL, 111 RIVER ST, HOBOKEN 07030-5774, NJ USA.

WERNER, F.A. & S.R. GRADSTEIN. 2008. Diversity of dry forest epiphytes across a gradient of human disturbance in the tropical Andes. Journal of Vegetation Science: 1–10.

WOLF, J.H.D., S.R. GRADSTEIN & N.M. NADKARNI. 2009. A protocol for sampling vascular epiphyte richness and abundance. Journal of Tropical Ecology 25: 107–121.

WOODS, C.L., C.L. CARDELUS & S.J. DEWALT. 2015. Microhabitat associations of vascular epiphytes in a wet tropical forest canopy. Jorunal of Ecology 103: 421–430. WILEY, 111 RIVER ST, HOBOKEN 07030-5774, NJ USA.

WRIGHT, I.J., P.B. REICH, M. WESTOBY, D.D. ACKERLY, Z. BARUCH, F. BONGERS, J. CAVENDER-BARES, T. CHAPIN, J.H.C. CORNELISSEN, M. DIEMER, J. FLEXAS, E. GARNIER, P.K. GROOM, J. GULIAS, K. HIKOSAKA, B.B. LAMONT, T. LEE, W. LEE, C. LUSK, ET AL. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. Nature 428: 821–827.

YANG, S.-J., M. SUN, Q.-Y. YANG, R.-Y. MA, J.-L. ZHANG & S.-B. ZHANG. 2016. Two strategies by epiphytic orchids for maintaining water balance: thick cuticles in leaves and water storage in pseudobulbs. AOB Plants 8. OXFORD UNIV PRESS, GREAT CLARENDON ST, OXFORD OX2 6DP, ENGLAND.

ZHANG, S., Y. YANG, J. LI, J. QIN, W. ZHANG, W. HUANG & H. HU. 2018. Physiological diversity of orchids. Plant Diversity 40: 196–208.

ZOTZ, G. 2007. Johansson revisited : the spatial structure of epiphyte assemblages. Journal of Vegetation Science 18: 123–130.

ZOTZ, G. 2013. The systematic distribution of vascular epiphytes – a critical update. Botanical Journal of the Linnean Society: 453–481.

ZOTZ, G. 2016. Plants on Plants – The Biology of Vascular Epiphytes. Springer, Cham, Switzerland. 282 pp.

ZOTZ, G. & P. HIETZ. 2001. The physiological ecology of vascular epiphytes: Current knowledge, open questions. Journal of Experimental Botany 52: 2067–2078.

ZOTZ, G. & U. WINKLER. 2013. Aerial roots of epiphytic orchids : the velamen radicum and its role in water and nutrient uptake. Oecologiae 171: 733–741.

ZULETA, D., A.M. BENAVIDES, V. LÓPEZ-RÍOS & A. DUQUE. 2016. Local and regional determinants of vascular epiphyte mortality in the Andean mountains of Colombia Local and regional determinants of vascular epiphyte mortality in the Andean mountains of Colombia. Journal of Ecology 104: 841–849.

Anexos (Tablas y figuras suplementarias)

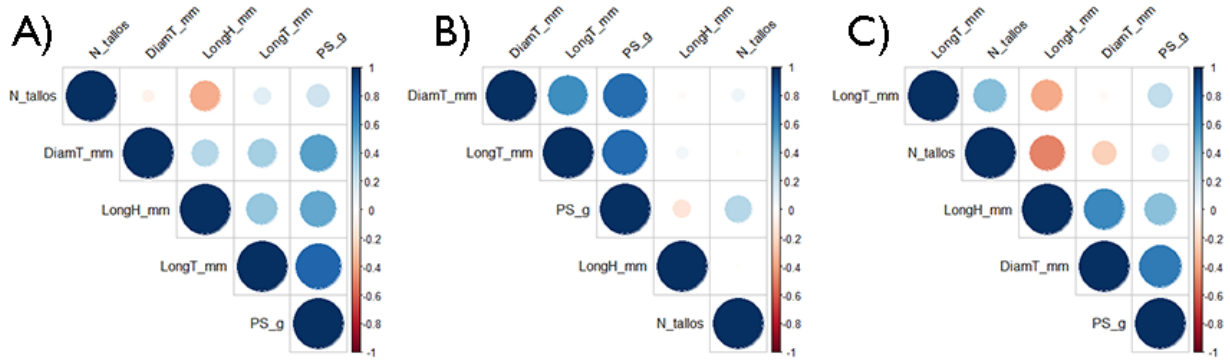

Figura S 1 Gráficos de correlación entre las variables alométricas y el peso seco. PS_g: peso seco, N_tallos: número de tallos, DiamT: diámetro del tallo, LongH: longitud de la hoja, LongT: longitud del tallo.

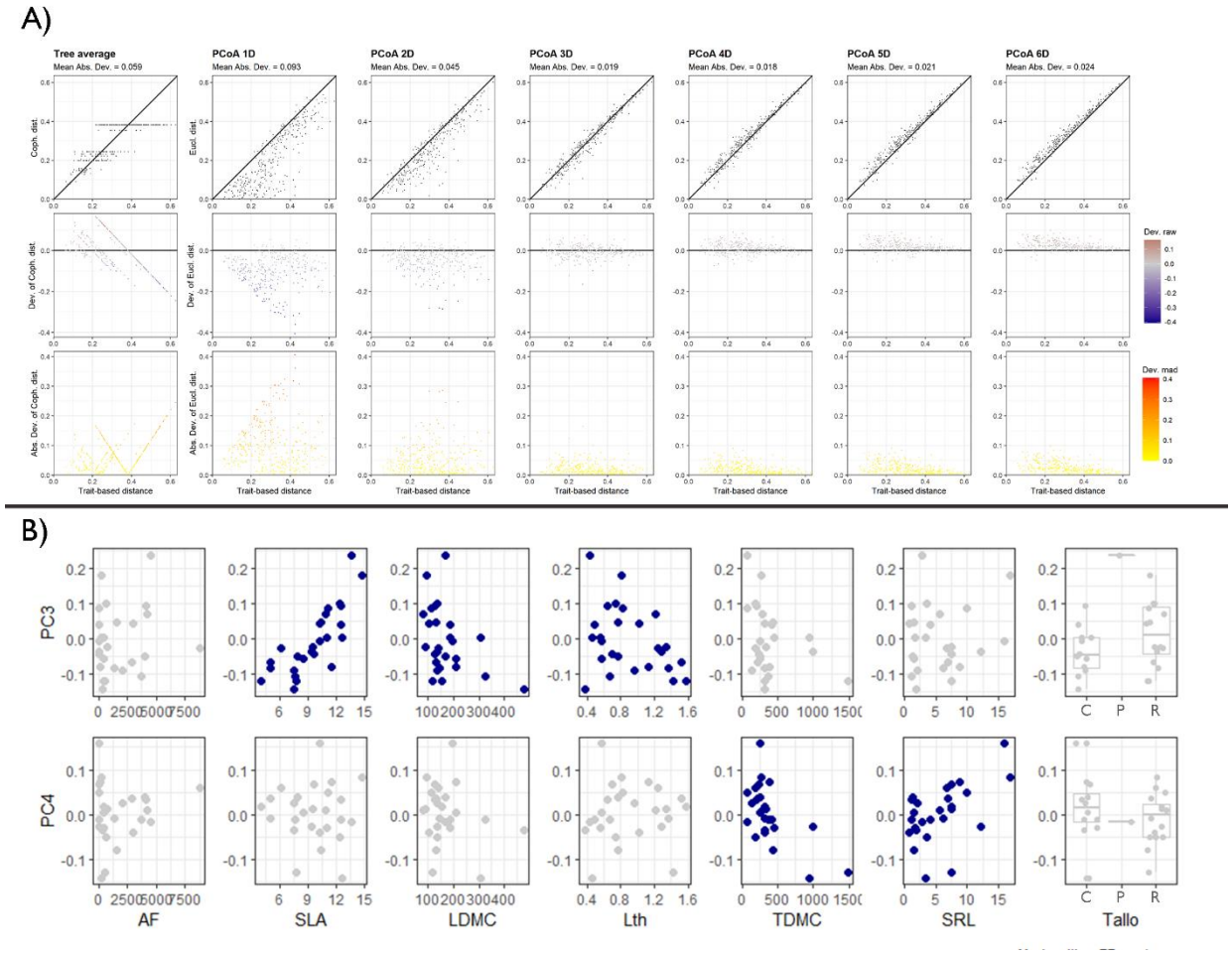

Figura S 2 Calidad de los ejes para la construcción del espacio funcional y su relación con los rasgos funcionales utilizados. Ilustración de la calidad de los ejes del Análisis de coordenadas principales para los espacios multidimensionales de acuerdo a la

desviación entre las distancias entre rasgos y las distancias en el espacio funcional (A). Resultados del test de correlación entre los ejes previamente seleccionados y los rasgos funcionales (B). Los rasgos son AF : área foliar, SLA: área foliar específica, LDMC: contenido de materia seca de la hoja, Lth: grosor foliar, TDMC: contenido de materia seca del tallo, SRL.

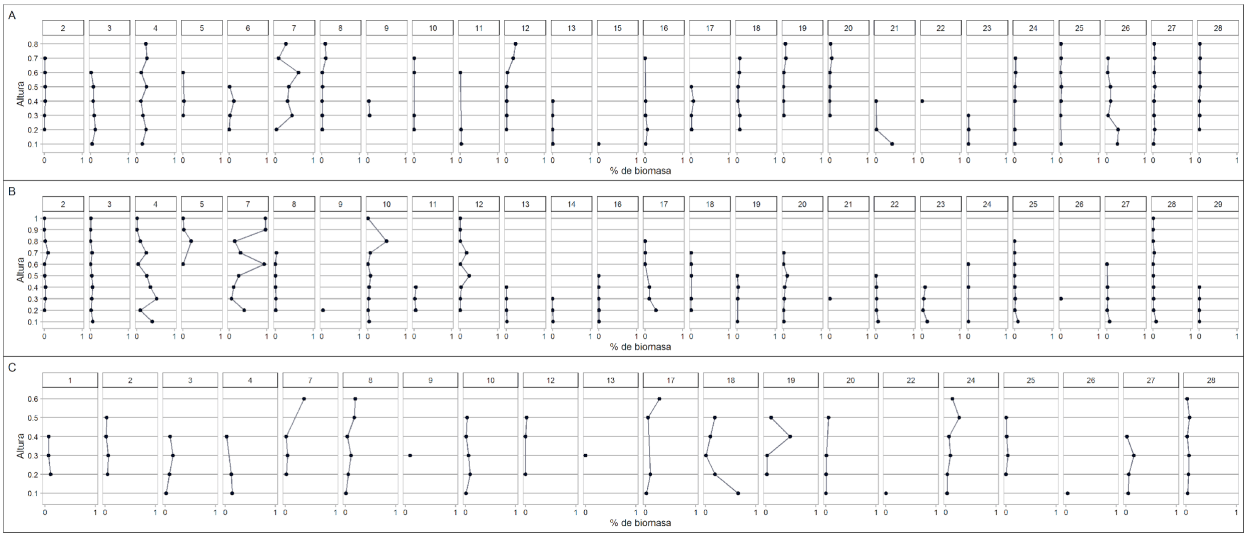

Figura S 3 Abundancia relativa de las especies registradas en cada bosque a lo largo de la altura relativa del gradiente vertical (A) Bosque Maduro, (B) Bosque Degradado y (C) Bosque Secundario. Cada uno de los números sobre cada gráfica corresponde a una especie diferente. 1) Crocodeilanthe galeata, 2)Crocodeilanthe ligulata, 3) Crocodeilanthe pulchella, 4) Elleanthus maculatus, 5) Epidendrum aff moritzii, 6) Epidendrum aff rhombochilum, 7) Epidendrum cylindraceum, 8) Epidendrum erosum, 9) Epidendrum klotscheanum, 10) Epidendrum oxysepalum, 11) Epidendrum sisgaense, 12) Fernandezia lanceolata, 13) Lepanthes aff oreibates, 14) Lepanthes gargantua, 15) Lepanthes prolifera, 16) Masdevallia strumifera, 17) Oncidium ornithorhynchum, 18) Pachyphyllum crystallinum, 19) Pachyphyllum hispidulum, 20) Pachyphyllum tortuosum, 21) Pleurothallis killipii, 22) Pleurothallis lilijae, 23) Pleurothallis secunda, 24) Stelis lentiginosa, 25) Stelis parvilabris, 26) Stelis peciolo largo, 27) Stelis pusilla, 28) Trichosalpinx chamaelepanthes, 29) Trichosalpinx multicuspidata.

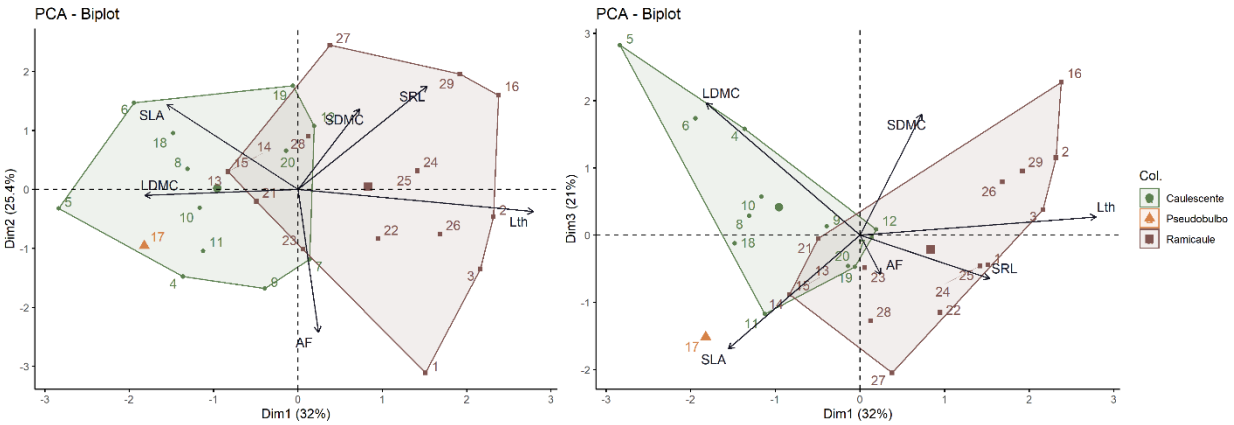

Figura S 4 Relaciones entre los rasgos funcionales del ensamblaje de orquídeas epífitas acuerdo al Análisis de Componentes Principales basado en seis rasgos funcionales de 29 especies (números). El color y las formas de los puntos representan la forma de crecimiento de cada especie y las áreas de color delimitan el "Convex Hull" de cada de las formas de crecimiento. Los rasgos son AF: área foliar, SLA: área foliar específica, LDMC: contenido de materia seca de la hoja, Lth: grosor foliar, SDMC: contenido de materia seca del tallo, SRL: longitud específica de la raíz